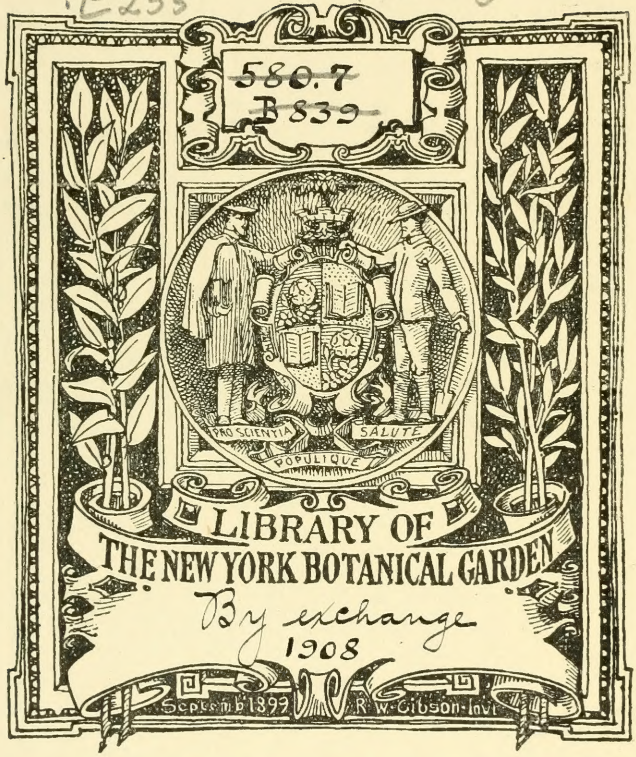
SHOUT
SHARE
IT

XR
.E255

Tome 3


PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
Septemb 1899
R W Gibson Invt

~~580.7~~
~~B839~~

LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN

By exchange
1908

RECUEIL

DE

L'INSTITUT BOTANIQUE

(UNIVERSITÉ DE BRUXELLES)

PUBLIÉ PAR

L. ERRERA

TOME III

AVEC CENT SOIXANTE-QUATRE FIGURES DANS LE TEXTE ET DIX PLANCHES

RECHERCHES DIVERSES SUR LES BACTÉRIES, LES MYXOMYCÈTES,
LES ALGUES ET LES CHAMPIGNONS.
HISTOLOGIE, ANATOMIE, EMBRYOLOGIE. — INFLUENCE DES FACTEURS EXTERNES
SUR LE DÉVELOPPEMENT DES ORGANES.
INFLUENCE DES FACTEURS EXTERNES SUR LA CARYOCINÈSE ET LA DIVISION
DES CELLULES. — CICATRISATION.

BRUXELLES
HENRI LAMERTIN, ÉDITEUR-LIBRAIRE
20, RUE DU MARCHÉ AU BOIS, 20

1908

RECUEIL

DE

L'INSTITUT BOTANIQUE

RECUEIL

DE

L'INSTITUT BOTANIQUE

(UNIVERSITÉ DE BRUXELLES)

PUBLIÉ PAR

L. ERRERA

TOME III

AVEC CENT SOIXANTE-QUATRE FIGURES DANS LE TEXTE ET DIX PLANCHES

RECHERCHES DIVERSES SUR LES BACTÉRIES, LES MYXOMYCÈTES,
LES ALGUES ET LES CHAMPIGNONS.
HISTOLOGIE, ANATOMIE, EMBRYOLOGIE. — INFLUENCE DES FACTEURS EXTERNES
SUR LE DÉVELOPPEMENT DES ORGANES.
INFLUENCE DES FACTEURS EXTERNES SUR LA CARYOCINÈSE ET LA DIVISION
DES CELLULES. — CICATRISATION.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

BRUXELLES
HENRI LAMERTIN, ÉDITEUR-LIBRAIRE
20, RUE DU MARCHÉ AU BOIS, 20

1908

NK
.E15
tome 3

HAYEZ, IMPRIMEUR DES ACADÉMIES ROYALES, BRUXELLES

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

TABLE DES MATIÈRES

DU TOME III.

Pages.

ÉMILE LAURENT, *Sur la prétendue origine bactérienne de la diastase* 1

(*Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 3e série, t. X, n° 7, 1885.)

I. Méthode suivie dans les expériences 5

II. Expériences. 7

1° Avec graines conservées entières 7

2° Avec graines coupées 9

3° Avec des tissus pris dans des tubercules ou dans des tiges charnues 12

III. Conclusions. 14

ÉMILE LAURENT, *La Bactérie de la fermentation panaire* . . 19

(*Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 3e série, t. X, n° 12, 1885.)

ÉMILE LAURENT, *Les microbes du sol.* Recherches expérimentales sur leur utilité pour la croissance des végétaux supérieurs 29

(*Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 3e série, t. XI, n° 2, 1886.)

Préparation des pots de culture 31

Culture des plantes 34

ÉMILE LAURENT, *Recherches sur le Polymorphisme du* Cladosporium herbarium 43

(*Annales de l'Institut Pasteur*, vol. II, pp. 558 et 582, 1888.)

I. *Cladosporium herbarum* (Link) 45

II. *Penicillium cladosporioides* (Frésénius). 49

JAN 2 - 1909

Pages.

III. *Dematium pullulans* (de Bary) 53

IV. Formes-levures de *Cladosporium herbarum* 61

Action de la chaleur. 71

Action du temps 72

V. Fumago de *Cladosporium herbarum* 73

Émile LAURENT, *Expériences sur l'absence de Bactéries dans les vaisseaux des plantes*. 79

(*Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 3e série, t. XIX, nº 4, pp. 468-471, 1890.)

Émile LAURENT, *Sur le microbe des nodosités des Légumineuses* 83

(*Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 17 novembre 1890.)

Émile LAURENT, *Recherches sur les nodosités radicales des Légumineuses* 87

(*Annales de l'Institut Pasteur*, t. V, p. 105, 1891.)

I. Les nodosités 88

II. Développement de nodosités à la suite d'inoculations 96

Influence de l'âge des nodosités 104

Formation de races chez le microbe des nodosités. 105

Dispersion du microbe dans la terre 106

III. Nature du microbe des nodosités 108

Culture du *Rhizobium* 110

IV. Propriétés physiologiques du *Rhizobium* 116

Ce que deviennent les nodosités 118

Influence de la chaleur 119

Influence du temps 120

Influence des nitrates 120

Culture du *Rhizobium* dans les solutions minérales avec ou sans azote. Influence de substances diverses 121

Explication des planches. 125

Pages.

ÉMILE LAURENT, *Étude sur la variabilité du Bacille rouge de Kiel* 127

(*Annales de l'Institut Pasteur*, vol. IV, p. 465, 1890.)

I. Caractères des cultures du Bacille rouge 130

II. Influence de la température et de l'oxygène sur la fonction chromogène du Bacille rouge 134

III. Influence de la réaction du milieu sur la fonction chromogène du Bacille rouge 135

IV. Influence de la température et de l'acide carbonique sur la fonction chromogène du Bacille rouge 139

V. Action de la lumière sur le Bacille rouge. 142

VI. Propriétés de la variété incolore du Bacille rouge 144

A. DE WÈVRE, *Note sur quelques Mucédinées de la flore de Belgique* 149

(*Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique*, t. XXVIII, 2e partie, p. 128, 1889)

Œdocephalum fimetarium (Riess) 151

Œdocephalum glomerulosum (Bull.) 151

Rhopalomyces elegans (Corda) 152

A. DE WÈVRE, *Recherches expérimentales sur le* Phycomyces nitens (*Kunze*) 155

(*Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique*, t. XXIX, 2e partie, pp. 107-125, 1891.)

Phycomyces cloisonnés 168

Phycomyces renflés. 168

CONCLUSIONS 169

A. DE WÈVRE, *Recherches expérimentales sur le* Rhizopus nigricans (*Ehrenberg*) 171

(*Bulletin de la Société belge de microscopie*, t. XVIII, p. 133, 1892)

Milieux solides. 175

Milieux mous 176

Liquides. 177

Pages.

LÉO ERRERA, *Sur le « Pain du ciel » provenant du Diarbékir.* 187

(*Bulletin de l'Académie royale de Belgique,* 3e série, t. XXVI, n° 7, 1893.)

LÉO ERRERA, *Structure of the Yeast-Cell* 195

(*Annals of Botany,* décembre 1898, et *British Association Report,* 1898.)

G. CLAUTRIAU, *Sur les Bactéries lumineuses* 197

(*Bulletin de la Société royale des Sciences médicales et naturelles de Bruxelles,* 54e année, p. 11, février 1896.)

Explication de la planche 200

JEAN MASSART, Clautriavia, *un nouveau genre de Flagellates* 201

(*Bulletin de la Société royale des Sciences médicales et naturelles de Bruxelles,* 58e année, p. 133, novembre 1900.)

P. NYPELS, *La germination de quelques écidiospores* . . . 203

(*Mémoires de la Société belge de microscopie,* t. XXII, 1898.)

Endophyllum Sempervivi De Bary 204

Endophyllum Sedi Lév. 204

Aecidium leucospermum DC 205

NORBERT ENSCH, *Notes sur les Myxomycètes* 211

(*Miscellanées biologiques dédiées au Profr Alfred Giard à l'occasion du XXVe anniversaire de la fondation de la station zoologique de Wimereux.* Paris, 1899, p. 212.)

I. Sur l'apparition du plasmode de *Chondrioderma difforme* . . . 212

Expérience. 212

II. La culture des amibes de *Chondrioderma difforme* 213

III. Germination de *Chondrioderma difforme* en gélatine 215

IV. La durée du stade plasmode 215

V. Sporanges et sclérotes. 216

Désorganisation du plasmode devenu négativement hydrotaxique. 217

Expériences *a*), *b*). 217

Herborisations 219

Liste des Myxomycètes recueillis 220

BIBLIOGRAPHIE. 221

Pages.

É. DE WILDEMAN, *Recherches diverses sur des Champignons, des Algues et d'autres organismes inférieurs* (Titres) . . . 222

Une nouvelle Chytridinée 222
Observations sur quelques Chytridinées nouvelles ou peu connues. 222
Quelques Chytridiacées nouvelles parasites d'Algues 222
Chytridiacées de Belgique 222
Note sur quelques Saprolégniées parasites d'Algues 222
Note sur le *Chlorocystis Cohnii* Reinsch 222
Notes mycologiques 222
Census Chytridinaearum 222
Notes sur quelques organismes inférieurs 222

ÉM. MARCHAL, *Une Mucorinée nouvelle :* Syncephalastrum elegans (Titre) 223

ÉM. MARCHAL, *Sur un nouveau* Rhopalomyces (Titre) . . 223

C. BOMMER, *Sclérotes et cordons mycéliens* (Résumé) . . . 225

(*Mémoires couronnés et mémoires des savants étrangers,* Académie royale des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique, t. LIV, 1894.)

Agglomérations mycéliennes des Basidiomycètes 225
Agglomérations mycéliennes compactes 226
Sclérotes 226
Agglomérations mycéliennes des Ascomycètes 228
Cordons mycéliens 228
Sclérotes 228
Types critiques 229
CONCLUSIONS 230

A. DE WÈVRE, *Note préliminaire sur l'anatomie des Broméliacées* 231

(*Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique,* t. XXVI, 2e partie, 12 novembre 1887.)

Pages.

É. DE WILDEMAN, *Sur les sphères attractives dans quelques cellules végétales* 235

(*Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 3ᵉ série, t. XXI, nº 5, pp. 594-603, 1891.)

Explication de la planche 241

Léo ERRERA, *Note sur un tronc de Hêtre à cœur rouge* . . 243

(*Bulletin de la Société centrale forestière de Belgique*, 3ᵉ année, p. 311, mai 1896.)

Jean MASSART, *La récapitulation et l'innovation en embryologie végétale*. 247

(*Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique*, t. XXXIII, 1894, 1ʳᵉ partie.)

Sommaire de ce travail 247

Explication des planches. 332

Jean MASSART, *Sur la morphologie du bourgeon*. La différenciation raméale chez les lianes (Résumé) 337

(*Annales du Jardin botanique de Buitenzorg*, vol. XIIᴵ, 1895.)

Jean MASSART, *Sur des fleurs bicalcarées de* Corydalis solida. 339

(*Bulletin de la Société belge de microscopie*, 1898.)

Léo ERRERA, *L'aimant agit-il sur le noyau en division?* . . 343

(*Compte rendu de la séance du 11 janvier 1890 de la Société royale de botanique de Belgique*). (Bulletins, t. XXIX, 2ᵉ partie, pp. 17-24.)

É. DE WILDEMAN, *Recherches au sujet de l'influence de la température sur la marche, la durée et la fréquence de la caryocinèse dans le règne végétal* 351

(*Annales de la Société belge de microscopie*. [Mémoires], t. XV, 1891.)

I. *Spirogyra* 358

II. *Tradescantia virginica* Linn 369

Pages.

III. *Cosmarium* 377

IV. *Closterium* 389

Explication des planches. 396

ERRATA 397

JEAN MASSART, *La cicatrisation chez les végétaux* 399

(*Mémoires couronnés et autres mémoires,* Académie royale de Belgique, t. LVII, 1898.)

Sommaire de ce travail 399

É. DE WILDEMAN, *Sur la réparation chez quelques Algues* . 465

(*Mémoires couronnés et autres mémoires,* Académie royale de Belgique, t. LVIII, 1899.)

SUR
LA PRÉTENDUE ORIGINE BACTÉRIENNE
DE LA DIASTASE

PAR

É. LAURENT [1]

Depuis que l'on connaît le rôle de la diastase dans la digestion de l'amidon, divers auteurs ont émis l'opinion que ce sont toujours des microorganismes qui sécrètent ce ferment soluble. Le phénomène facile à observer de la saccharification de l'empois d'amidon abandonné à l'air libre et les divers exemples de fermentations dues aux Bactéries ont pu donner quelque créance à cette hypothèse.

Dans toutes les questions de fermentation, les nombreuses publications de M. A. Béchamp sont à consulter. Cet auteur attribue à la présence d'organismes microscopiques autonomes le rôle prépondérant dans les réactions diverses qui se passent chez les êtres vivants, et pour le sujet qui nous occupe dans les phénomènes de digestion. La doctrine de M. Béchamp, connue sous le nom de théorie des microzymas, a eu quelque retentissement; elle était destinée, dans le principe, à sauver les théories hétérogénistes si cruellement atteintes par les travaux de M. Pasteur.

---

[1] Ce travail a paru dans le *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 3e série, t. X, no 7, 1885.

M. Béchamp n'a pas abandonné la croyance aux microzymas, et il l'a défendue de nouveau dans un travail volumineux, publié en 1883 ([1]), et dans de récentes communications à l'Académie des sciences de Paris ([2]).

Dès 1873, des idées analogues étaient appliquées d'une manière spéciale à la physiologie des plantes par M. J.-E. Bommer ([3]).

Dans ses recherches sur les fermentations sous les tropiques, M. V. Marcano observa la digestion de l'amidon par des Bactéries; il s'empressa d'en inférer que les plantes supérieures, pour digérer leurs réserves, pour germer, ne peuvent se passer du concours des microorganismes ([4]). « Le microbe qui fait fermenter l'amidon dans le Maïs et qui se trouve dans la tige de cette céréale, est celui qui produit la fermentation du jus de canne dans les fabriques de sucre. Ces vibrions sont contenus dans les cellules de la tige de cette plante, où il est facile d'en constater la présence. »

Récemment M. G. Wigand a affirmé que les ferments qui, comme la diastase, interviennent dans la vie végétale, sont des produits de l'activité des Bactéries; de plus, restaurant les idées de M. Béchamp et de Karsten, il annonçait que les microorganismes peuvent prendre naissance par génération spontanée dans les matières fermentescibles ([5]).

Au mois de novembre 1884, M. V. Marcano communiquait à l'Académie des sciences de Paris un travail sur les phénomènes de fermentation peptonique observés dans l'Amérique tropicale ([6]). Ce chimiste a laissé tomber quelques gouttes de sève d'Agave sur de la viande hachée maintenue à une température de 35 à 40°; il a constaté une fermentation peptonique, qu'il attribue à un ferment

---

([1]) *Les microzymas.* Paris, 1883.

([2]) *Comptes rendus,* t. C, pp. 181 et 458.

([3]) *Bulletin de la Société de botanique de Belgique,* t. XII, p. 346.

([4]) *Comptes rendus,* t. XCV, pp. 345 et 856.

([5]) *Entstehung und Fermentwirkung der Bacterien.* Marbourg, 1884; *Bot. Centralblatt,* 1884.

([6]) *Comptes rendus,* t. XCIX, p. 811; *Journal de pharmacie et de chimie,* 1885, p. 245; *Journal de pharmacologie,* 1885, p. 161.

figuré. M. Marcano ne précise pas l'origine de ce ferment, mais en ne mettant pas en relief le peu de soin de ses expériences, il insinue que la sève d'Agave renferme des Bactéries, tandis que tout indique que les germes venaient de l'air ambiant.

L'auteur ajoute que d'autres jus végétaux ont la même propriété peptonisante, notamment le jus de canne à sucre. Dans les conditions où il a opéré, il faut peu s'en étonner, car il est plus que probable que les résultats eussent été identiques sans addition de sucs végétaux.

M. A. Jorissen a présenté à l'Académie de Belgique une note sur la production de la diastase par les Bactéries dans les tissus végétaux (¹). Cet auteur a constaté que dans une atmosphère renfermant de l'acide cyanhydrique, des graines de Maïs, d'Orge et d'autres espèces ne forment pas de diastase et n'entrent pas en germination. En rapprochant cette action de celle de l'acide cyanhydrique sur la vie des microorganismes, M. Jorissen est arrivé par généralisation à attribuer la formation de la diastase à l'influence des Bactéries dans la germination.

« La formation de la diastase est donc vraisemblablement indépendante de l'activité propre des graines, et les expériences rapportées plus haut confirment les résultats obtenus par M. Marcano.

» Ce chimiste a constaté l'existence d'un vibrion sur les téguments du Maïs. Ce vibrion, qui communique des propriétés diastasiques aux liquides dans lesquels il se trouve, se développe pendant la germination des grains de Maïs, de telle sorte que si on fait des coupes de ces grains, on y aperçoit au microscope des myriades d'organismes. Ceux-ci existent aussi dans la tige du Maïs et dans diverses graines en germination qui ont été observées.

» On comprend, dès lors, pourquoi l'acide cyanhydrique, antiseptique puissant, non seulement empêche la réduction des nitrates par les graines, mais encore arrête la formation de la diastase tant dans les semences que dans la farine humide. »

(¹) *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 3ᵉ série, t. VIII, p. 553.

Comme on le voit, l'existence des Bactéries dans les tissus végétaux n'est pas une hypothèse nouvelle; de même que celle de la génération spontanée, elle a pu surgir à différentes époques sans toutefois rallier beaucoup de partisans. Ceux-ci n'ont pas réussi à faire admettre l'origine bactérienne des ferments solubles dans les plantes supérieures. La propriété des cellules végétales de produire de la diastase a été admise sans que l'on ait jusqu'ici prouvé spécialement l'absence de Bactéries dans les tissus producteurs de diastase.

Beaucoup de faits sont, *a priori*, favorables à cette opinion : l'amidon ou son isomère le glycogène est fréquemment digéré dans des cellules isolées, comme des Algues très simples, des spores, etc. ; on sait, en outre, que les Bactéries prospèrent surtout dans les milieux alcalins, tandis que les sucs végétaux sont généralement acides. Une expérience de M. Pasteur, faite en 1872, a même montré qu'il n'existe pas de germes dans le suc des fruits. Dans ses recherches sur la fermentation alcoolique, ce savant était parvenu à conserver pur du jus de raisin extrait sans être mis en contact avec l'air atmosphérique (1). Les partisans de l'action nécessaire des Bactéries dans les fonctions digestives des plantes auraient pu se demander quelle est l'origine de l'invertine dans les grains de raisin au moment de leur maturité.

En limitant la faculté de produire des ferments solubles aux êtres microscopiques, on a oublié un peu trop facilement que c'est établir une différence profonde entre les végétaux supérieurs et les végétaux inférieurs au moment où l'unité des phénomènes physiologiques tend de plus en plus à s'imposer dans la science.

A divers points de vue, il était donc utile d'entreprendre des expériences sur l'existence des Bactéries dans les tissus végétaux. C'est ce que nous avons fait depuis le commencement de cette année.

Nous exposerons successivement :

I. La méthode suivie dans les expériences;

---

(1) *Comptes rendus*, t. LXXV, p. 781 ; *Études sur la bière*, p. 55.

II. Les expériences : 1° avec graines conservées entières ; 2° avec graines coupées ; 3° avec tissus pris dans des tubercules et dans des tiges charnues ;

III. Les conclusions.

I. — Méthode suivie dans les expériences.

Les nombreuses contradictions révélées par les discussions relatives aux Bactéries ont prouvé que les résultats différents souvent obtenus sont dus aux méthodes adoptées dans ces recherches. Cette considération nous engage à donner quelques détails sur les procédés que nous avons suivis.

Nous avons employé, pour les expériences de germination, des graines de *Zea*, de *Phaseolus multiflorus*, d'*Hordeum*, d'*Helianthus annuus* et de *Triticum vulgare*. Pour des tissus riches en matières amylacées, ou de nature charnue, nous avons utilisé des tubercules de pomme de terre, des racines de *Cichorium Intybus*, de *Beta vulgaris*, de *Tragopogon porrifolium*, de *Scorzonera hispanica*, des bulbes d'*Allium Cepa*, les feuilles d'*Agave americana*, des tiges épaisses des *Cereus coerulescens* et *geometrizans* et de *Carica Papaya*.

Les graines ont été lavées à grande eau, bien nettoyées avec une petite brosse quand leurs dimensions le permettaient ; après être restées dans l'eau pendant quelques heures pour ramollir les enveloppes ainsi que les germes de la surface, elles ont été plongées pendant vingt à trente minutes dans une solution de bichlorure de mercure au $^1/_{500}$. Le sublimé était ensuite décanté et remplacé par de l'eau qu'on avait eu soin de priver de germes par l'ébullition répétée à un ou deux jours d'intervalle. Des essais ont montré que la germination des graines soumises au sublimé n'est presque pas influencée par ce violent poison quand l'action de celui-ci n'est pas trop prolongée.

Les graines débarrassées des microorganismes superficiels devaient germer à l'abri des germes de l'atmosphère. Pour cela, nous avons choisi des cristallisoirs assez larges, dans lesquels nous avons versé du bichlorure de mercure au $^1/_{1000}$; au bout d'une heure ou deux, le sublimé était enlevé et remplacé par de l'eau bouillie. Cette eau entraînait les traces de sublimé; elle était jetée, et le vase rempli d'eau bouillie jusqu'à 2 centimètres du bord. Une cloche nettoyée avec les mêmes soins était placée au-dessus du cristallisoir, reposant lui-même sur une assiette désinfectée par un lavage au sublimé à $^1/_{500}$. Ces différentes opérations ont été faites dans la pièce du laboratoire, dont l'atmosphère renferme le moins de spores.

Une toile métallique à mailles assez larges a été portée au rouge dans toutes ses parties et placée rapidement sous la cloche, au-dessus du cristallisoir. C'est sur cette toile métallique que les graines devaient germer. A l'aide de pincettes flambées, nous avons placé les graines une à une sur la toile, en évitant autant que possible d'agiter l'air environnant.

Quant aux tubercules et aux tissus charnus, lorsqu'ils devaient être mis en expérience sans qu'on les dépouillât de leurs couches extérieures, ils ont été lavés avec soin et plongés dans un bain de sublimé.

Lorsque les graines commençaient à montrer leur tigelle ou un peu plus tard, elles ont été soumises à la recherche des Bactéries. L'examen microscopique direct des tissus en coupes très minces ne permet pas de reconnaître avec certitude ces microorganismes. Par les moyens de coloration, on ne peut pas non plus affirmer catégoriquement l'absence de Bactéries. Il n'y a, sous ce rapport, que la culture dans des milieux appropriés qui permette de prononcer un jugement à l'abri de la critique.

Les recherches de M. Robert Koch sur les Bactéries ont montré les qualités de la gélatine additionnée de matières nutritives comme milieu de culture. Nous avons suivi cette méthode en même temps que nous avons utilisé, dans le même but, des jus sucrés de fruits desséchés et particulièrement le jus de pruneaux.

Pour préparer celui-ci, on fait bouillir dans l'eau des pruneaux de bonne qualité et l'on filtre la décoction d'abord à chaud; le jus filtré est renfermé dans un ballon bouché par un tampon d'ouate et soumis à l'ébullition jusqu'à ce que la vapeur s'échappe par le bouchon. On filtre de nouveau après refroidissement ; si des matières en suspension persistent dans le liquide, on décante soigneusement jusqu'à ce qu'il ne se forme plus de dépôt au fond du vase. L'ébullition est répétée aussi souvent qu'on le juge nécessaire.

Pour écarter toute erreur venant d'une stérilisation incomplète, le jus est versé dans des tubes à réactifs fermés par un tampon d'ouate et qui ont été soumis auparavant pendant au moins quatre heures à une température de 140 à 150° C. Les tubes ainsi préparés sont encore recouverts d'un capuchon en caoutchouc (1) et laissés pendant huit jours à l'essai ; ceux qui donnent des traces d'infection ne sont pas utilisés.

Le jus de pruneaux a été préféré aux infusions de viande, afin de réaliser autant que possible les conditions des sucs cellulaires végétaux. On sait qu'ils sont généralement acides, tandis que les liquides de l'économie animale sont le plus souvent alcalins. Une faible alcalinité est favorable au développement des Bactéries. En tout cas, nous avons laissé une partie du jus de pruneaux acide et une autre a été légèrement alcalinisée avec du carbonate de soude.

II. — Expériences.

1° *Avec graines conservées entières.* — Le 27 janvier 1885, les semis sur toile métallique furent portés sur la terrasse du Jardin botanique par une température de 3° et un léger vent du sud-ouest. Quatre graines de *Zea* furent prises avec des pincettes flambées et mises chacune dans un tube renfermant de la gélatine nutritive de Koch préparée par M. Muencke, de Berlin. On a soin d'incliner le tube horizontalement au moment où l'on ôte le tampon d'ouate, l'ouverture tournée du côté opposé au vent.

Le même jour, deux graines de *Zea* semées dans un sol riche en humus furent bien lavées à grande eau et mises avec précaution dans deux tubes de gélatine.

---

(1) On se les procure, sous le nom de *Kappen von Kautschuk,* chez M. Robert Muencke, à Berlin.

Ces six tubes et deux tubes témoins furent placés dans une serre dont la température moyenne était de 16° C. environ, température assez favorable à la fois au développement des jeunes *Zea* et à celui des Bactéries.

Dès le 30 janvier, la gélatine des tubes à graines germées dans la terre était complètement liquéfiée, tandis qu'un des quatre tubes à graines cultivées à l'abri des germes présentait à la surface de la gélatine des flocons blanchâtres. Deux autres de ces tubes ont montré, les jours suivants, les mêmes impuretés, offrant bientôt tous les caractères du *Penicillium glaucum*. Le quatrième tube, resté pur, a continué à pousser en développant ses racines dans la gélatine; le 17 février, la tige avait atteint une longueur de 5 centimètres et l'expérience a été arrêtée. Les deux tubes témoins sont restés purs.

Cette expérience a été répétée avec plus de soin : une graine de *Lupinus*, trois de *Zea*, une d'*Hordeum* et une d'*Helianthus* germées, comme ci-dessus, sur toile métallique, ont été introduites dans des tubes de gélatine au moment où leur radicule commençait à poindre. La croissance, interrompue pendant quelques jours, a continué et les jeunes plantes ont pu arriver au sommet du tube à essais sans que la gélatine ait montré une trace de Bactéries ou d'autres organismes étrangers. Toutefois la graine d'*Helianthus* qui, à cause de sa faible densité, n'avait pas été bien en contact avec la solution de sublimé, a été recouverte de *Penicillium* au bout de huit jours. Après un mois, les autres plantules avaient atteint le tampon d'ouate et l'expérience a été terminée, sauf pour celle de *Lupinus*, restée plus courte; celle-ci est demeurée en observation jusqu'à ce moment (2 juin). Après avoir relevé et épuisé ses cotylédons, la plante est morte d'inanition, faute d'être exposée à la lumière; elle a laissé suinter à sa surface son eau d'imbibition et s'est desséchée lentement, sans qu'il se soit développé de Bactéries.

Nous avons ensuite substitué le jus de pruneaux à la gélatine. Nous avons laissé germer, au fond de tubes à essais, avec une petite quantité d'eau stérilisée par l'ébullition répétée : dans un premier tube, huit graines de *Zea;* dans un deuxième, quinze graines d'*Hordeum;* dans un troisième, quinze graines de *Triticum.* La germination s'est faite, et lorsque les tigelles étaient visibles, nous avons versé dans chaque tube un peu de jus de pruneaux stérilisé. Les tubes ont été soumis à une température de 16 à 20° C.; ils n'ont montré dans la suite aucune trace d'organismes étrangers, et la croissance a continué sous le liquide.

Ces expériences prouvent que les Bactéries et autres microorganismes qui se trouvent habituellement à la surface des graines, n'interviennent pas dans les phénomènes de la germination.

2° *Expériences avec graines coupées.* — Il faut maintenant rechercher s'il n'existe pas de Bactéries à l'intérieur des tissus végétaux. Nous avons, dans ce but, examiné quantité de graines en germination : *Zea*, *Pisum*, *Lupinus*, *Triticum*, *Hordeum*, *Phaseolus*. Pour éviter la confusion des granules protoplasmiques avec les microorganismes, les coupes ont été colorées au moyen de diverses couleurs d'aniline et particulièrement du violet de méthyle BBBBB, tant recommandé par M. Robert Koch pour caractériser les Bactéries. Malgré de très nombreuses observations, nous n'avons rien vu qui puisse être un *Micrococcus* ou un *Bacillus* quelconque. Il nous est arrivé de prendre des graines d'*Hordeum* et de *Triticum* au moment où la tigelle avait atteint 10 à 12 centimètres de hauteur; l'albumen est alors réduit à l'état pâteux au milieu des téguments. Il est évident que les innombrables Bactéries du sol s'efforcent alors de pénétrer au travers des enveloppes pour arriver aux restes de l'albumen dans une intention tout autre que celle de se rendre utiles à la plante. Et pourtant des Bactéries ne se rencontrent qu'exceptionnellement dans ces résidus désorganisés de l'albumen, ce qui montre que les téguments de la graine ne se laissent pas facilement pénétrer par les germes extérieurs dans les conditions normales. Il était aussi intéressant de voir s'il existait des Bactéries dans les feuilles où M. Baranetzky (1) et tout récemment M. Brasse (¹) ont signalé la présence de la diastase. Nous avons eu l'occasion d'examiner au moins un millier de coupes soigneusement faites et colorées au violet de méthyle; il ne s'est jamais trouvé trace d'êtres microscopiques (²).

---

(1) *Die Starkeumbildenden Fermente in den Pflanzen,* p. 16.

Comme nous l'avons fait remarquer plus haut, on ne peut que rarement se fonder sur l'observation microscopique seule dans la recherche de ces organismes; aussi l'avons-nous complétée par les procédés de culture.

Par des essais préliminaires, nous avions reconnu qu'il est très difficile de couper des graines en deux, trois ou quatre morceaux, et de les laisser tomber dans des tubes à gélatine ou à jus de pruneaux sans introduire des germes à l'intérieur. Pour diminuer les chances d'infection, les couteaux et les pinces ont été flambés après chaque graine opérée; l'assiette sur laquelle les coupes étaient faites était lavée de temps en temps avec de l'eau bouillie ou remplacée par une autre assiette lavée au sublimé. De cette façon, les germes qui auraient pu tomber pendant les opérations précédentes étaient écartés. Enfin, les graines qui devaient être coupées ont été transportées sous cloche sur la terrasse du Jardin botanique par un temps calme, après une pluie quand c'était possible.

Dans quinze tubes à gélatine de Muencke, nous avons mis des morceaux de graines en voie de germination : cinq de *Zea*, cinq de *Phaseolus multiflorus* et cinq d'*Hordeum*. Des morceaux sont laissés à la surface de la gélatine, tandis que d'autres sont portés à une profondeur plus ou moins grande pour réaliser les conditions de vie des formes anaérobies.

Trois tubes ont été altérés : 1° une graine d'*Hordeum* coupée avait un léger voile constitué par des *Micrococcus*; deux autres, renfermant des fragments de graine de *Phaseolus*, ont montré, au bout de quelques jours, des colonies de *Penicillium* sur la surface

---

(¹) *Comptes rendus*, t. XCIX, p. 878.

(²) Ces observations ont été faites en décembre 1884 avec mon ami M. J. Massart; nous avions cru pouvoir expliquer la contagion de la panachure par l'action des Bactéries. Nos recherches n'ont pas été favorables à cette hypothèse séduisante.

de la gélatine, mais la masse en contact avec les tissus en observation est restée bien intacte. Dans les douze autres tubes, il n'y a pas eu altération de la gélatine à l'abri de l'oxygène comme au contact de l'air.

A la longue, les cultures dans les tubes à essais se laissent envahir par des espèces ubiquistes, et particulièrement par le *Penicillium*. Ce sont des spores qui, tombées sur le tampon d'ouate avant le placement du capuchon de caoutchouc, finissent par arriver au contact de la gélatine soit directement, soit par l'intermédiaire de myceliums développés dans l'ouate ou sur les parois du tube. Ces accidents se produisent même dans les cultures faites par les expérimentateurs qui ont une longue pratique dans l'étude des Bactéries.

M. Van Ermengem a eu l'obligeance de nous indiquer un moyen très facile de diminuer la fréquence de ces accidents. Aussitôt le tampon d'ouate remis, on l'enfonce entièrement dans le tube, dont on flambe la paroi externe jusqu'à roussir l'ouate; le capuchon de caoutchouc est ensuite fixé sur l'ouverture du tube.

Après ces essais dans les tubes à gélatine, des expériences avec des graines coupées ont été faites comparativement dans du jus de pruneaux naturel, c'est-à-dire acide, et du jus de pruneaux alcalinisé.

Dans quatre tubes à jus acide, ont été mis des morceaux de graines coupées de *Phaseolus*, de *Zea*, d'*Helianthus* et d'*Hordeum*, qui avaient germé sur du sphagnum sous cloche, mais sans soins de désinfection.

Quatre tubes à jus alcalin ont reçu des fragments des mêmes graines.

Dans tous les essais suivants, les graines avaient été désinfectées au sublimé et mises à l'abri des germes extérieurs.

Le 22 mars 1885, par un temps calme, nous avons mis : dans dix tubes, moitié à jus acide et moitié à jus alcalin, des morceaux de graines coupées de *Phaseolus ;* dans dix tubes, moitié à jus acide et moitié à jus alcalin, des graines coupées de *Zea;* dans dix tubes, moitié à jus acide et moitié à jus alcalin, des graines coupées d'*Hordeum*.

Il y avait donc en ce moment trente-huit tubes en expérience :

huit renfermant des graines qu'on avait laissé germer sans préparation spéciale; et trente renfermant des graines qui avaient été soustraites aux microorganismes de l'air.

Au bout de dix jours, les huit premiers tubes étaient tous attaqués par les Bactéries et les champignons ubiquistes, tandis que les trente autres tubes sont restés parfaitement purs.

3° *Expériences avec des tissus pris dans des tubercules ou dans des tiges charnues.* — En même temps que nous soumettions des graines à ces expériences, des fragments de tubercules et de tiges charnues étaient l'objet des mêmes recherches.

Quinze tubes à essais, après avoir été stérilisés à 150°, ont reçu un peu de jus de pruneaux. Nous avions en culture des pommes de terre, des *Cichorium Intybus*, des *Beta vulgaris*, des *Daucus Carota* et des *Allium Cepa*, dont l'état de végétation indiquait la digestion partielle des réserves, ce dont on s'est d'ailleurs assuré au microscope.

A l'aide d'un emporte-pièce en laiton (comme on en emploie pour percer les bouchons) passé dans la flamme, des cylindres de tissus ont été pris dans les plantes indiquées; on les a fait glisser au fond des tubes à essais maintenus obliquement pendant la manipulation. Pour éviter les chances d'infection provenant des germes superficiels, les tissus corticaux avaient été enlevés avec un couteau flambé; cinq tubes ont reçu des tissus de pomme de terre, quatre de *Cichorium*, deux de *Beta*, deux de *Daucus*, deux d'*Allium Cepa*.

Tous ces tubes furent placés dans une serre à une température de 16 à 20° C. Au bout de dix jours, quatre étaient infectés : deux de pomme de terre, un de *Cichorium* et un d'*Allium ;* dans les trois premiers, il y avait du *Penicillium* et dans le dernier un *Bacillus* (*B. subtilis?*).

Pour montrer que le milieu n'était pas contraire au développement des microorganismes, trois des onze tubes restés purs ont reçu chacun une goutte d'eau de la ville en même temps que trois autres tubes furent ouverts pendant quelques minutes pour servir de témoins. Au bout de trois jours, les tubes avec de l'eau de la ville renfermaient des végétations florissantes de Bactéries, tandis que les témoins étaient intacts.

Dans les premiers jours d'avril, nous avons mis : dans douze tubes, moitié à jus acide et moitié à jus alcalin, des cylindres de tissu pris dans des tubercules de pomme de terre à pousses de 25 à 30 centimètres; dans dix tubes, moitié acides et moitié alcalins, des cylindres pris dans la racine d'un *Cichorium;* dans quatre tubes alcalins, des cylindres provenant de feuilles épuisées d'un *Agave americana* venant de fleurir; dans quatre tubes alcalins, des cylindres des feuilles du même *Agave*, mais riches en réserves; dans six tubes alcalins, des cylindres pris à l'intérieur d'une tige de *Cereus coerulescens.*

L'opération s'est faite avec difficulté pour les tissus du *Cereus* qui, dépourvus de consistance, ne restaient pas dans l'emporte-pièce.

De ces trente-six tubes, trois renfermant des cylindres de *Cereus* ont présenté des impuretés; l'examen microscopique a révélé la présence dans le même tube d'un petit *Bacterium* et d'un *Saccharomyces.*

En mai, nous avons répété ces expériences en employant le *Cereus geometrizans*, dont les tissus sont plus consistants que ceux de *Cereus coerulescens.* Le *Carica Papaya*, dont la richesse en pepsine est bien connue, ainsi que la betterave à sucre en végétation ont été soumis au même examen. Nous avons également pris une dizaine de cylindres de tissu dans la partie blanche d'un *Agave americana* à feuilles panachées; la surface avait été désinfectée en plongeant la feuille dans un bain de sublimé au $^1/_{1000}$.

Dix tubes, moitié alcalins et moitié acides, ont reçu des cylindres de tissu de *Cereus geometrizans;* douze tubes, moitié alcalins et moitié acides, des cylindres de tissu de *Carica Papaya;* dix tubes, les uns acides, les autres alcalins, des cylindres de tissu dépourvu de chlorophylle d'*Agave americana fol. var.;* enfin dix tubes, les uns également acides et les autres alcalins, des cylindres de betterave à sucre.

Il n'y a eu au bout de vingt jours aucune trace d'infection.

Nos essais avec le *Phaseolus multiflorus* ont été assez nombreux, comme on a pu le voir. Les graines de cette espèce ne renferment pas de diastase avant la germination (¹), mais ce ferment y apparaît bientôt pendant le développement de l'embryon. Comme les jeunes plantes n'ont été coupées qu'au moment où la tigelle avait de 5 à 8 centimètres, on ne peut mettre en doute la production de la diastase pendant la germination.

III. — Conclusions.

Une conclusion ressort clairement de l'ensemble de ces expériences : il n'y a pas d'organismes étrangers dans les tissus végétaux à l'état normal.

SÉRIE D'EXPÉRIENCES.	Numéros d'ordre dans chaque série.	NOMBRE		Proportion °/o de tubes infectés.
		de tubes employés.	de tubes infectés.	
Avec graines entières .	1	4	3	75
	2	6	1	16 $^2/_3$
	3	3	0	0
Avec graines coupées .	1	15	3	20
	2	30	0	0
Avec tissus de tubercules et de tiges charnues.	1	15	4	26 $^2/_3$
	2	36	3	8 $^1/_3$
	3	42	0	0

---

[1] Baranetzky, *loc. cit.*, p. 14.

On remarquera aussi que dans les premiers essais de chaque série d'expériences, le nombre des tubes infectés est relativement considérable, tandis qu'il va en diminuant à mesure que nous avons multiplié les soins dont la connaissance s'acquiert par la pratique. Pour qu'on puisse mieux en apprécier l'importance, nous avons réuni en un tableau les différents résultats obtenus avec les graines désinfectées et avec celles qu'on avait laissé germer à l'abri des êtres microscopiques de l'atmosphère.

La production de la diastase et des autres ferments solubles est bien un phénomène propre au protoplasme des végétaux supérieurs comme à celui des microorganismes. Ce n'est d'ailleurs qu'un exemple de l'analogie qui existe entre les réactions physiologiques des uns et les phénomènes de fermentation et de putréfaction des autres.

Si les moyens de vivre sont les mêmes, ne nous étonnons pas que les mêmes causes puissent produire la cessation des mouvements vitaux. Ainsi l'acide cyanhydrique suspend la germination et arrête la formation de la diastase, bien que cet agent n'entrave pas l'action de ce ferment sur l'empois d'amidon.

Dans ses recherches sur l'action de l'acide cyanhydrique au moment de la germination des graines, M. A. Jorissen a aussi constaté que cet agent empêche la réduction des nitrates en nitrites, phénomène déjà observé par Schönbein (1). « On sait que l'activité de ces organismes (les Bactéries) se manifeste fréquemment par des phénomènes de réduction, et comme dans le cas qui nous occupe la transformation des nitrates en nitrites ne se produit pas en présence de l'acide cyanhydrique, il était vraisemblable d'attribuer aux Bactéries la réaction observée par Schönbein.

» Comme le séjour des graines dans une atmosphère d'acide cyanhydrique ne tue pas l'embryon, puisque ce dernier se développe normalement quand on soustrait la graine à l'influence de l'antiseptique, il semble que les propriétés réductrices des graines soient indépendantes de l'activité propre de celles-ci. »

---

(1) *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 3e série, t. VIII, p. 551.

Nous avons fait sur ce sujet diverses expériences qui confirment les observations de Schönbein relatives au pouvoir réducteur des graines en germination. Nous n'en citerons qu'une seule pour le moment.

Des graines de *Zea* et d'*Hordeum* ont été plongées pendant vingt à trente minutes dans une solution de sublimé au $^1/_{500}$. Elles ont été ensuite lavées à l'eau privée de spores par l'ébullition répétée et nous les avons laissé germer dans un cristallisoir stérilisé par le sublimé et lavé ensuite avec de l'eau bouillie.

Lorsque la radicule avait atteint une longueur de 1 centimètre, les graines ont été mises avec précaution dans des tubes à essais stérilisés à 150°; on y a ensuite versé une solution de nitrate de potasse au $^1/_{100}$. Cette solution avait été également soumise à l'ébullition pour la stériliser. Les tubes ont été placés dans une serre à une température de 25 à 30° C.

Au bout de vingt heures, la réduction du nitrate en nitrite était très nette aussi bien pour les graines de *Zea* que pour celles d'*Hordeum*.

Il est possible que M. Jorissen ait eu l'occasion de constater, dans ses expériences, des actions réductrices dues à des Bactéries anaérobies, phénomène étudié à diverses reprises dans ces dernières années (1). Quoi qu'il en soit, la réduction des nitrates en nitrites paraît être, comme la production de l'alcool, une propriété commune à certains microorganismes et aux cellules de plantes supérieures lorsque la vie se fait dans un milieu privé d'oxygène libre.

Qu'il nous soit permis, en terminant, de remercier M. le professeur Léo Errera pour les conseils qu'il a bien voulu nous donner pendant le cours de ce travail ; nous tenons aussi à témoigner notre reconnaissance à M. le D^{r} Van Ermengem, qui nous a généreusement communiqué les perfectionnements apportés par lui, dans ces derniers temps, à la technique des Bactéries.

---

(1) MEUSEL, *Comptes rendus*, t. LXXXI, p. 533. — DÉHÉRAIN et MAQUENNE, t. XCV, pp. 691, 732 et 854. — GAYON et DUPETIT, t. XCV, p. 1365

Bruxelles, Laboratoire d'anatomie et de physiologie végétales
de l'Université.

LA BACTÉRIE

DE LA

FERMENTATION PANAIRE

PAR

É. LAURENT (¹)

L'usage d'ajouter à la pâte qui sert à faire le pain un peu de levain conservé depuis la cuisson précédente est d'origine très ancienne et se retrouve chez presque tous les peuples. La fermentation acquiert ainsi plus d'énergie et le pain en devient plus léger et plus facile à digérer.

Bien que ce soit là une habitude presque universelle, on n'avait jusqu'ici que des idées très vagues sur la nature et sur le rôle du ferment renfermé dans le levain. Après les études de Pasteur sur le vinaigre, le vin et la bière, on avait le droit d'attribuer la fermentation panaire à un microorganisme du groupe des Levures ou des Bactéries. Les recherches de divers savants ont montré dans le levain des bâtonnets et une petite Levure appelée par Engel *Saccharomyces minor* (²). L'action de cette dernière espèce a même été exagérée au point d'y voir l'agent principal de la fermentation de la pâte. Quant aux Bactéries du levain, on ne leur a accordé que peu d'importance, faute de pouvoir leur attribuer des carac-

---

(¹) Ce travail a paru dans le *Bulletin de l'Académie royale de Belgique,* 3ᵉ série, t. X, nº 12, 1885.

(²) *Des ferments alcooliques,* Thèse, Paris, 1872.

tères spécifiques. Il n'y a donc pas lieu de s'étonner si un savant de la valeur de Duclaux affirme dans sa *Microbiologie* que « cette question importante (la fermentation panaire) est à reprendre depuis ses origines (1) ».

L'étude d'une maladie du pain fréquente en Belgique m'a conduit à faire un examen assez approfondi des ferments naturels du pain. Un seul par sa constance et son abondance dans la pâte me paraît devoir être considéré comme l'agent normal de la fermentation panaire. C'est une bactérie du groupe des *Bacillus* et pour laquelle je propose le nom de *Bacillus panificans*. Ce qui confirme cette hypothèse, c'est qu'une culture pure de cette Bactérie introduite dans un peu de pâte y détermine une fermentation semblable à celle que produit le levain.

Pour trouver le *Bacillus panificans*, il suffit de prendre un peu de levain quelconque de farine de froment, de seigle ou d'épeautre, et de le mélanger à une petite quantité d'eau dépourvue de microorganismes. Dans tous mes essais, j'ai employé de l'eau filtrée sur un filtre Chamberland, système Pasteur, de temps en temps nettoyé et stérilisé à haute température. Une goutte du liquide agité au contact du fragment de levain est introduite dans un peu de gélatine de Koch, acide ou légèrement alcaline, que l'on répand sur une lame de verre suffisamment grande ou sur un verre de montre plat. Dès la fin du deuxième ou au commencement du troisième jour, on peut voir des colonies d'un aspect assez caractéristique. Leur contour est circulaire, à bord tout à fait entier. Vues par réflexion, elles sont d'un jaune de chrome très pâle ; par transparence, elles ont une teinte gris brunâtre plus ou moins accentuée au bout de quelques jours Le développement des colonies est très lent et on n'en voit presque jamais arriver à se toucher par les bords, même quand elles sont très serrées. A la température ordinaire (15°), elles ne liquéfient pas la gélatine dans les cultures sur lames.

Ce sont des caractères importants pour ceux qui sont habitués à cultiver les microbes, car ils permettent de reconnaître le *Bacillus panificans* dans un mélange de Bactéries de la putréfaction.

---

(1) *Microbiologie*. (Encyclopédie chimique de Frémy, p. 585.)

Inoculé dans un tube de gélatine par une seule piqûre, ce bacille donne une trace bien nette, formée de colonies plus ou moins serrées les unes contre les autres le long de la piqûre; à la surface, il se développe très lentement en une grande colonie découpée sur les bords comme un lobe de feuille de fougère.

Des centaines de levains reçus de diverses régions de la Belgique et de divers points de l'Europe ont montré constamment des bâtonnets assez étroits et plus ou moins longs. Un grand nombre d'échantillons pris au hasard ont donné par la culture sur lame de gélatine les colonies caractéristiques du *Bacillus panificans*. L'observation est facilitée par l'addition à la préparation d'une goutte de solution iodée, ou par la coloration des bacilles au moyen de solutions aqueuses de violet de méthyle BBBBB ou de fuchsine.

Les cultures sur gélatine solide montrent que la Bactérie du pain vit parfaitement au contact de l'air. Ce n'est pas toutefois une condition indispensable au développement de cet organisme; des cultures faites au laboratoire de M. Paul Gibier, à Paris, m'ont donné une végétation rapide dans une atmosphère raréfiée dont la pression était inférieure à 1 millimètre de mercure.

Le développement se fait déjà vers 6°, se continue jusqu'à 45° en passant vers 33° à 34° par son optimum. Dans les premiers jours de la culture, on observe au microscope des bâtonnets très courts et très mobiles; plus tard, quand les milieux liquides s'appauvrissent, il n'y a plus que des bacilles allongés, et, par une température suffisamment élevée, ils forment un voile superficiel. On y trouve souvent de très longs filaments. Bientôt après apparaissent les spores au milieu de chaque article, et elles ne tardent pas à tomber au fond du liquide.

Les spores du *Bacillus panificans* ne sont tuées qu'à la température de 100° prolongée pendant plus de dix minutes. Les bâtonnets sans spores résistent aussi à des températures assez élevées; il est certain qu'ils survivent à la cuisson du pain lorsqu'ils se trouvent à la profondeur de plus de 7 ou 8 millimètres dans la mie. Cela n'a rien d'étonnant puisque, d'après mes recherches, la température interne du pain dans le four n'atteint pas ordinairement 100°.

Van Ermengem, dans ses études sur le choléra, a fait la même constatation ([1]).

Au point de vue chimique, le *Bacillus panificans* rend facilement soluble le gluten de la pâte; il réussit à se développer aux dépens de l'amidon cuit dans un milieu qui n'est pas trop acide; on peut le cultiver aussi dans des solutions minérales additionnées de saccharose.

Cette triple action est remarquable sous le rapport de la physiologie humaine. Dans 1 gramme de pain, il y a un nombre immense de bacilles du pain; j'en ai compté dans certains cas plus de 500,000. Ils ne sont pas détruits dans l'estomac, car des spores et des bâtonnets ont résisté à vingt heures de submersion dans du suc gastrique artificiel. Les bacilles introduits avec le pain dans le tube digestif de l'homme y trouvent un milieu extrêmement riche en matières albuminoïdes et en amidon cuit. Grâce à leurs propriétés d'être à la fois aérobies et anaérobies, de pouvoir vivre dans des milieux alcalins ou acides, ils doivent contribuer pour quelque chose à la digestion intestinale. Ce que je puis affirmer dès maintenant, c'est que le *Bacillus panificans* pullule réellement dans les selles.

D'après une citation de Cornil et Babes, Bienstock paraît avoir signalé cette bactérie ([2]). Le n° 3 des bacilles des selles étudiées par ce savant se développe très lentement dans les cultures sur lames de gélatine, et la colonie n'atteint que 2 millimètres au bout de deux semaines. Examinée avec un puissant objectif, on peut distinguer la forme allongée de la bactérie, sinon on croirait voir un *Micrococcus*. Bienstock ne lui suppose aucun rôle dans la digestion.

Le *Bacillus panificans* présente précisément ce caractère qui mérite d'attirer l'attention des bactériologues : il a une forme presque sphérique quand on le cultive sur gélatine solide.

L'origine du bacille du pain est bien intéressante. Chicandard,

---

([1]) *Recherches sur le microbe du choléra asiatique.* (Ann. de la Soc. belge de microsc., t. X, p. 246.)

([2]) Cornil et Babes, *Les Bactéries*, p. 125.

qui a fait une bonne étude chimique de la fermentation panaire, avait été frappé de voir des bâtonnets dans la pâte (¹). Il leur avait attribué une origine merveilleuse.

Les matières albuminoïdes provenant des cellules végétales détruites se seraient organisées en êtres vivants de la forme la plus simple (*Microzyma*) pour évoluer ensuite dans la pâte en forme de *Bacillus*.

Cette genèse spontanée d'êtres vivants a eu quelques autres partisans que j'ai cités dans une note publiée au *Bulletin* de l'Académie (²). Il est facile d'établir que ces observations n'ont pu résister jusqu'ici à une critique approfondie.

Aussi ai-je préféré m'inspirer des anciennes recherches de Pasteur sur la dispersion des germes de *Saccharomyces* à la surface des grains de raisin employés pour faire le vin. J'ai pris dans les champs éloignés de toute habitation des épis de froment, de seigle et d'orge, que j'ai mis isolément dans des tubes à essais stérilisés à haute température et bouchés par des tampons d'ouate. Un peu d'eau filtrée d'après le système Pasteur a été agitée au contact de l'épi. Quelques gouttes ajoutées à de la gélatine nutritive ont donné des colonies du Bacille du pain.

Voilà donc une bactérie qui, sur presque toute la terre, est probablement déposée par le vent à la surface des épis du froment, du seigle, de l'orge, de l'épeautre et peut-être d'autres plantes. Vraisemblablement, cette espèce est extrêmement répandue dans la nature et doit avoir une grande part dans les phénomènes de putréfaction.

J'ai analysé les bactéries de nombreux échantillons de son et de farine de froment et de seigle. Toujours j'y ai retrouvé par la culture les caractères du *Bacillus panificans*.

Le nombre de bacilles est plus grand dans le son et dans la farine non blutée que dans les farines pures. Cette remarque est bien en rapport avec l'origine superficielle des germes sur les grains.

(¹) *Moniteur scientifique de Quesneville*, 1883, p. 927.

(²) *Sur la prétendue origine bactérienne de la diastase.* (BULL. DE L'ACAD. ROY. DE BELGIQUE. 3ᵉ série, t. X, nº 7.) Réimprimé plus haut, dans le tome III du *Recueil de l'Institut botanique*.

La présence des germes du *Bacillus panificans* dans le son et dans la farine explique certains faits pratiques assez intéressants. Lorsque dans les fermes on fait avec un mélange de son et de farine de seigle, ou avec l'une de ces matières seulement, une sorte de pâte grossière que l'on donne aux animaux domestiques, il y a augmentation de volume au bout de quelques heures.

En Hongrie, on prépare un levain en jetant du son dans une infusion de son, de froment et de houblon.

Enfin nos ménagères des campagnes belges, lorsqu'elles n'ont pas de levain, font une pâte molle avec de la farine mélangée à de l'eau tiède; le tout, mis dans un endroit chaud, donne au bout de douze heures environ une fermentation très marquée et peut être utilisé en guise de levain conservé.

Comme on le voit, on peut obtenir une fermentation panaire spontanée de la même façon que les moûts de raisin et de bière fermentent sans addition de levure.

Le pétrissage a pour but de répartir dans la pâte aussi également que possible les bacilles, l'eau et en même temps l'air, afin d'assurer une fermentation régulière.

Dans la pâte, le *Bacillus* se nourrit des albuminoïdes solubles et insolubles ainsi que des sucres déjà assimilables; je ne crois pas qu'il y attaque l'amidon cru dans les cas normaux de fermentation. Il produit notamment de l'acide carbonique qui s'accumule dans les méats formés par suite de la résistance du gluten. C'est là le phénomène le plus apparent de la fermentation panaire. Il se forme en même temps divers corps parmi lesquels je signale, d'après Chicandard (1), les acides acétique, butyrique et lactique. Ce sont ces derniers corps qui donnent au levain son acidité bien connue.

Si le *Bacillus panificans* ne paraît pas pouvoir attaquer l'amidon cru, il n'en est pas toujours ainsi après la cuisson. L'action de cette bactérie peut même devenir alors tellement énergique que la mie de pain se transforme en une masse de consistance très visqueuse. On a dans ce cas la maladie du pain visqueux ou du pain qui file.

---

(1) *Moniteur scientifique de Quesneville*, 1883, p. 933.

J'en ai fait l'objet d'un travail que je soumettrai dans quelque temps au jugement de l'Académie. Je me bornerai ici à un aperçu rapide.

Pendant les mois les plus chauds de l'année, de juin à septembre, il arrive souvent que le pain préparé dans les ménages de la campagne subisse des transformations d'une nature toute spéciale. Deux ou trois jours après la cuisson, il répand une odeur putride; consommé alors, il a un goût sucré qui ne déplaît pas. Peu de temps après, l'odeur devient plus forte et ne tarde pas à rappeler celle des matières albuminoïdes en décomposition. Un couteau introduit dans la mie se couvre d'une matière gluante qui se détache difficilement. Si l'on enfonce le doigt dans la partie centrale de la mie et qu'on le retire lentement, il entraîne des lambeaux qui prennent la forme de filaments analogues à ceux que donne la colle forte.

Le pain malade ne peut plus être consommé. Les pertes qui en résultent sont élevées et elles frappent surtout les populations laborieuses des localités où la consommation du pain de boulanger est encore très restreinte.

Déjà en 1884, des préparations de pain visqueux m'avaient montré des myriades de bacilles. L'époque était alors trop avancée pour en entreprendre l'étude; les matériaux suffisants me faisaient défaut.

Encouragé par M. le professeur Léo Errera, j'ai eu soin de rechercher des échantillons de pain visqueux dès le commencement de juin de cette année (1885). Voici les résultats généraux obtenus à la suite de longues recherches exécutées au laboratoire de physiologie végétale de l'Université de Bruxelles et au laboratoire de pathologie de M. Paul Gibier, aide-naturaliste au Muséum de Paris :

1° La bactérie du pain visqueux est le *Bacillus panificans*;

2° Le pain visqueux ne se produit pas quand on porte du pain pendant quinze minutes à 100° ou quand on imbibe de la mie avec une solution à 1 °/₀₀ de sublimé corrosif;

3° Il en est de même quand le pain est suffisamment acide;

4° Il suffit d'alcaliniser légèrement du pain quelconque pour le voir devenir visqueux en moins de quarante-huit heures à 35°;

5° Cette transformation est surtout très rapide entre 30° et 45°, mais elle commence à une température d'autant plus basse que le pain est moins acide et plus humide;

6° La matière visqueuse, qui me paraît être de l'érythrodextrine, semble devenir plus abondante au moment où les albuminoïdes du pain sont en grande partie épuisés. La multiplication des bacilles cesse et les spores apparaissent dans la plupart des bâtonnets. Il suffit alors d'ajouter une solution minérale azotée (du nitrate d'ammoniaque) pour faire germer les spores et provoquer une consommation de la matière visqueuse par les bacilles.

Le pain visqueux est donc produit par le *Bacillus panificans* lorsque la mie est insuffisamment acide. Des calculs acidimétriques précis ont confirmé mes observations.

Mes travaux de laboratoire ont été suivis d'expériences en grand exécutées par des personnes dont le pain devenait visqueux sous l'influence de la haute température de l'été dernier. On a fait des pâtes avec les mêmes farines qui avaient donné quelques jours auparavant du pain visqueux; les procédés de préparation furent identiques, sauf que l'on ajouta une quantité de vinaigre du commerce variant entre 1 et 2 litres par 100 kilogrammes de farine, selon l'acidité du vinaigre et la nature de la farine. J'ai observé, par exemple, que les farines qui ont déjà fermenté dans les magasins donnent souvent en été du pain visqueux. Je n'ai pas eu le temps jusqu'ici d'approfondir ce dernier point, mais je suis convaincu qu'il s'agit là d'une altération de l'acidité normale des farines. Le pain acidulé comme je l'ai indiqué n'est jamais devenu visqueux.

Les idées que je viens d'émettre sur la panification me permettent d'entrevoir la possibilité de tirer un meilleur parti des farines avariées (1).

---

(1) Pendant l'impression, j'ai vu que Zopf (Schenk, *Handbuch*, p. 90) a indiqué un *Bacillus* (*Bacterium*) *dysodes* qui produit une altération du pain, mais pour lequel il ne signale aucun rapport avec la panification normale. Je me propose d'étudier plus tard si ce bacille est le même que celui dont il est question dans ce travail.

Voici le résumé succinct des faits principaux énoncés dans cette note :

I. Il y a à la surface des grains de froment, de seigle et d'autres céréales les germes d'un *Bacillus* qui par la mouture passe dans la farine ;

II. Ce *Bacillus* se développe normalement dans la pâte et y dégage de l'acide carbonique qui la fait lever ;

III. Il donne dans les cultures sur gélatine nutritive des colonies suffisamment caractéristiques pour le distinguer des autres bacilles. Je lui donne le nom de *Bacillus panificans;*

IV. Le *Bacillus panificans* est aérobie et anaérobie ;

V. Il rend solubles les albuminoïdes et principalement le gluten; il peut se nourrir de saccharose et, dans un milieu faiblement acide, d'amidon cuit ;

VI. Il résiste à la cuisson lorsqu'il se trouve dans la mie à une profondeur supérieure à 7 ou 8 millimètres ;

VII. Il abonde dans le pain consommé et on le retrouve en quantité très grande dans les selles ;

VIII. Le bacille du pain, après la cuisson, peut attaquer l'amidon dans un milieu insuffisamment acide : il le transforme en une matière analogue à l'érythrodextrine. C'est le processus de la production du pain visqueux ;

IX. L'addition d'une quantité suffisante d'un acide organique empêche la formation du pain visqueux.

Bruxelles, Laboratoire d'anatomie et de physiologie végétales
de l'Université.

LES
MICROBES DU SOL

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES
SUR LEUR UTILITÉ POUR
LA CROISSANCE DES VÉGÉTAUX SUPÉRIEURS

PAR

É. LAURENT (1)

Les agriculteurs ont cru pendant des siècles que les matières organiques du sol servent directement à l'alimentation des plantes cultivées. Dans cette hypothèse, l'humus était considéré comme une réserve nutritive dans laquelle les racines pouvaient puiser en toute liberté.

Liebig fut le premier à affirmer que la nourriture de nos plantes cultivées est essentiellement minérale; que, par conséquent, les débris organiques du sol doivent être réduits en composés plus simples, inorganiques, avant d'être utilisés par la plante verte.

On sait combien fut féconde cette théorie du grand chimiste allemand : elle renversa les anciennes idées sur la jachère, l'assolement et sur d'autres pratiques agricoles; elle eut comme corollaire l'emploi des engrais chimiques en agriculture.

Pendant bien des années, l'humus fut un peu oublié, sacrifié à la doctrine nouvelle. Il n'y a pas si longtemps qu'il attira de nouveau l'attention des chimistes, préoccupés de connaître les transformations que subit la matière organique dans la terre arable.

---

(1) Ce travail a paru dans le *Bulletin de l'Académie royale de Belgique,* 3e série, t. XI, n° 2, 1886.

Une découverte capitale due à Schlœsing et Muntz (1) fit entrevoir la grande importance des réactions qui s'accomplissent dans le sol. Grâce aux travaux de ces chimistes, complétés par ceux de Warington (2), la nitrification est aujourd'hui bien connue. Sous l'action de certains microorganismes du sol, désignés par le terme un peu général de *Micrococcus nitrificans*, il se produit des nitrates dans les sols riches en débris d'origine organique.

L'interprétation de ce phénomène a remis en relief le rôle de l'humus et a donné une première notion des services que les bactéries du sol rendent à la végétation. L'étude de ces microorganismes n'a pas encore été entreprise d'une façon méthodique; il est à souhaiter que pareil travail se fasse, car il permettrait de résoudre bien des questions encore mal comprises de chimie agricole.

Dans ces dernières années, divers microbiologistes ont pensé, avec raison, que les Bactéries jouent un grand rôle dans le sol cultivé en détruisant les matières organiques pour les rendre absorbables par les racines. Ces vues *a priori* ont toutefois provoqué jusqu'ici peu de recherches expérimentales. En dehors de celles de Schlœsing et Muntz, de Warington, on ne peut guère citer que l'expérience de Duclaux sur l'impossibilité où est la racine des plantes de digérer des corps organiques (3).

Ce savant a pris des haricots et des pois qu'il a fait germer dans un sol arrosé avec du lait, du sucre candi et de l'empois d'amidon, mais privé de bactéries. Ces matières sont restées intactes et les plantes n'ont pu les utiliser faute de pouvoir sécréter des ferments solubles adaptés à la digestion nécessaire. Cette expérience n'est pas des plus concluantes, à cause de la nature assez insolite des matières mises à la disposition des racines des plantes.

---

(1) *Comptes rendus*, t. LXXXIV, p. 301; t. LXXXIX, pp. 891 et 1074.

(2) *Journal of the Chemical Society*, 1878, p. 44; 1879, p. 429. — *Chemical News*, t. XXXV, p. 429; t. XLIV, p. 207.

(3) *Comptes rendus*, t. C, p. 66.

Le jour où la communication de Duclaux fut faite à l'Académie des sciences de Paris, Pasteur émit l'idée de nourrir entièrement un animal en le soustrayant à l'action des microbes. La culture des plantes vertes dans de l'humus privé de bactéries me parut mériter aussi un essai, et je me promis de l'exécuter pendant l'été.

Préparation des pots de culture.

Après avoir examiné avec M. le professeur Léo Errera les conditions de l'expérience projetée, je fis fabriquer des pots en terre d'un modèle tout particulier. Ils ont la forme ordinaire des pots à fleurs, avec cette différence que le rebord supérieur présente une entaille circulaire pour recevoir un couvercle. Celui-ci est, comme la paroi des pots, épais d'environ 1 centimètre; il est percé de cinq trous circulaires, dont trois (fig. 1 et 2, *a* et *b*) de 4 centimètres de diamètre et deux (*c*) de 2 centimètres. L'une des premières ouvertures (*a*) est centrale et doit donner passage aux tiges des plantes, les deux autres (*b*) servent à l'aération de la terre du pot; quant aux deux trous plus petits, ils sont destinés aux arrosements. Tous les pots, d'égales dimensions, ont 18 centimètres de profondeur, 18 centimètres de diamètre à l'ouverture supérieure et 12 centimètres au fond.

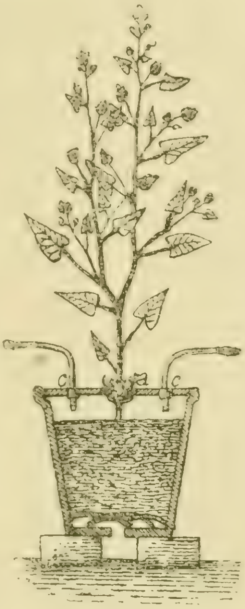


Fig. 1.

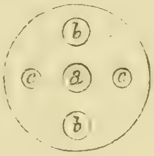


Fig. 2.

Du terreau provenant de fumier de ferme décomposé est grossièrement tamisé pour le priver des parties les plus massives, difficiles à stériliser. Dans la partie qui a passé au tamis, il y avait principalement des tiges de céréales plus ou moins recouvertes de cette matière d'un brun noir qui constitue l'humus du fumier de ferme.

Des quantités énormes de bactéries se rencontrent dans la moindre parcelle de cet humus.

Une partie du terreau tamisé est portée pendant quatre heures à 140° dans une étuve peu profonde, de façon à obtenir dans toute la masse une température régulière.

Toutes les spores du sol sont tuées par ce traitement, comme je m'en suis assuré par divers essais dans des moûts stérilisés ou dans la gélatine peptonifiée.

Chaque pot est renversé au-dessus d'un fort bec de Bunsen jusqu'à ce que les parois aient pris la teinte de la terre à briques recuite. La température élevée a détruit tout germe qui se serait trouvé sur les parois. Les tessons (fragments de pots) que les jardiniers ont l'habitude de mettre au fond des pots pour en assurer le drainage sont aussi fortement chauffés en les passant plusieurs fois dans la flamme du chalumeau oxyhydrique.

Avant d'être refroidi, chaque pot est porté sur une assiette stérilisée placée sous une cloche également stérilisée, et les tessons sont jetés directement au fond du pot. Le couvercle est également stérilisé à la flamme du chalumeau. Les deux ouvertures (*b*) pour l'aération sont fermées avec de l'ouate stérilisée et dans chacune des deux ouvertures (*c*), laissées pour l'introduction de l'eau, on ajuste un bouchon auquel est adapté un tube de verre coudé pourvu d'un tampon d'ouate. Bouchons et tubes ont séjourné plus d'une heure dans l'eau bouillante.

Les pots sont alors prêts à recevoir le terreau.

Cette opération se fait par un temps calme dans une atmosphère renfermant peu de germes. J'ai soin de me laver les mains au sublimé et à l'eau stérilisée. Le terreau ne remplit pas complètement l'intérieur du pot il reste sous le couvercle un espace libre d'environ 3 centimètres, afin d'empêcher le contact de la terre et des tampons d'ouate. Aussitôt le couvercle remis, il est soudé au bord du pot au moyen de plâtre stérilisé coulé sur un peu d'ouate roussie introduite dans l'intervalle à fermer. Du plâtre est en même temps versé sur la surface des bouchons de liège pour en assurer la fermeture hermétique.

Le terreau stérilisé, complètement desséché par la chaleur, doit être mouillé avant de servir à la culture des plantes. Les jardiniers savent qu'il est bien difficile de faire pénétrer l'eau dans une masse de terreau qui a perdu presque toute son eau d'imbibition. Force est de laisser la terre stérilisée au contact de l'eau pendant un certain temps sans permettre l'introduction de germes. Pour atteindre ce résultat, chaque pot fermé avec du plâtre ainsi qu'il a été dit plus haut, est remis sur une assiette stérilisée et recouvert d'une cloche. Je soulève légèrement la cloche et à l'aide d'une pissette j'introduis de l'eau stérilisée au filtre Chamberland; la plus grande partie de cette eau parvient rapidement au fond du pot et se dépose sur l'assiette. La paroi du pot et son contenu s'en imbibent lentement et il suffit en général d'un second arrosement pratiqué le deuxième jour pour ramener le terreau au degré d'humidité convenable. Un coup d'œil jeté par les ouvertures d'aération, dont j'enlève l'ouate un instant, permet de s'en assurer à la teinte de la terre.

Sept pots sont préparés comme je viens de le décrire. J'en ai trois dans lesquels je compte cultiver des plantes sans microorganismes du sol; deux autres, stérilisés avec les mêmes soins que ces premiers, sont inoculés avec des bactéries du sol obtenues en faisant passer un peu d'eau sur du terreau; enfin les deux derniers, privés aussi de bactéries, devaient recevoir plus tard un supplément de nourriture constitué par des solutions minérales nutritives. Afin d'avoir un point de comparaison, j'ajoute à ces pots deux autres remplis de terreau ordinaire, fermés aussi au moyen d'un couvercle avec plâtre.

J'aurai donc quatre séries de plantes en expérience :

1° Dans du terreau naturel;

2° Dans du terreau stérilisé, puis inoculé avec des bactéries du sol;

3° Dans du terreau stérilisé;

4° Dans du terreau stérilisé avec addition d'engrais chimiques.

La deuxième série est mise en expérience pour s'assurer que la haute température à laquelle le terreau a été porté ne le rend pas inapte à la nourriture des plantes. Il suffit pour cela d'établir qu'en lui inoculant des bactéries du sol, on lui fait reprendre peu à peu ses propriétés alimentaires. On peut donc s'attendre à voir les plantes de la deuxième série, inférieures d'abord à celles de la première, regagner graduellement la distance perdue. Et c'est ce qui est arrivé.

La troisième série, comparée à la deuxième, montrera la part qui revient aux bactéries dans la préparation de la nourriture souterraine des plantes. Quant à la quatrième série, elle réalisera artificiellement l'action naturelle des bactéries du sol.

Culture des plantes.

Pendant que le terreau subissait la préparation que je viens d'exposer, des graines de sarrasin (*Fagopyrum*) ont été stérilisées par un bain de vingt minutes dans une solution de sublimé au $^1/_{500}$ (20 juillet 1885). On les a ensuite laissées germer dans un cristallisoir au préalable stérilisé; pour maintenir l'atmosphère humide, je fermais le cristallisoir par une lame de verre portant à la face inférieure un morceau de papier à filtrer légèrement imbibé d'eau stérilisée.

Le 25 juillet, au moment où les radicules commencent à poindre, je laisse tomber cinq graines dans l'ouverture centrale des pots, jusqu'ici bouchée avec de l'ouate. Les graines sont de volume aussi égal que possible; pour les prendre, je me sers de pincettes passées dans la flamme. L'ouverture (*a*) est aussitôt fermée avec un verre de montre et par surcroît de précaution j'y ajoute encore une cloche.

Les neuf pots sont portés le 27 juillet dans une serre à double versant, mise obligeamment à ma disposition par M. Lubbers; les conditions de chaleur et de lumière sont aussi égales que possible. Chaque pot repose sur deux briques séparées par un intervalle de quelques centimètres; par cette disposition, les vers de terre ne peuvent pénétrer par l'ouverture du fond qui sert à l'écoulement de l'eau en excès. M. Pasteur a, en effet, attiré l'attention sur le rôle des vers de terre dans la dispersion des germes des bactéries.

Lorsque les tigelles ont donné trois ou quatre feuilles, deux sont sacrifiées de manière à conserver dans chaque pot trois plantes de même taille. Dans deux des pots, deux plantes seulement sont conservées, les autres étant trop délicates.

Dès que les tiges ont dépassé de quelques centimètres le niveau du couvercle, elles sont entourées d'ouate de façon à fermer l'ouverture centrale. Les cloches qui protégeaient les plantes deviennent alors inutiles. Cependant, pour éviter la chute de gouttelettes d'eau sur les tampons d'ouate appliqués aux ouvertures d'aération (*b*), ils sont recouverts de capuchons en papier assez fort et non collé. De cette façon, l'ouate reste sèche et stérile.

Il y a donc en culture 25 pieds de sarrasin répartis entre neuf pots. Chaque jour, à deux reprises, l'état des pots est observé. Un dixième pot, pourvu d'un couvercle non soudé avec du plâtre, indique approximativement la quantité d'eau nécessaire. Tout en distribuant l'eau aussi régulièrement que possible, j'ai soin d'en donner un peu plus aux plantes qui, par leur plus grand développement, annoncent une transpiration plus active. De temps à autre, je soulève également le tampon d'ouate des pots faisant partie des deux premières séries afin de juger directement de l'état de la terre.

L'eau employée pour les arrosements est stérilisée par le filtre Chamberland et renfermée dans des pissettes pourvues d'une tubulure effilée; celle-ci peut être introduite pour l'arrosage dans les tubes coudés adaptés aux pots. Le petit tampon d'ouate de ces tubes est remis, aussitôt l'arrosement terminé.

Pendant les journées chaudes, les parois des pots ainsi que les environs immédiats sont fréquemment aspergés avec de l'eau afin d'éviter la dessiccation trop rapide de la terre des pots et l'aridité de l'atmosphère.

Des différences bien sensibles n'ont pas tardé à se montrer entre les diverses séries de plantes. Dès les premiers temps après la germination, les plantes des séries 1 et 2 ont pris une avance assez marquée sur celles des deux autres séries.

A partir du 15 août, c'est-à-dire au moment de l'épuisement des cotylédons, les plantes de la quatrième série sont arrosées deux fois par semaine avec une solution composée de :

Eau stérilisée.	925	grammes.
Nitrate de potassium	30	—
Orthophosphate tricalcique	15	—
Sulfate de calcium	15	—
Sulfate de magnésium	15	—
Sulfate de fer.	traces.	

L'état des plantes a été examiné à diverses époques de la croissance.

Je copie mes notes prises le 28 août 1885.

1re série . .	Pots I et II. — Dans chacun, trois plantes très robustes, entrenœuds normaux; feuilles grandes, vertes; grappes florales bien fournies.
2e série .	Pot III. — Trois plantes dont une est restée plus faible, tiges robustes, un peu moins élevées que les plantes des pots I et II; feuilles grandes, vertes; grappes bien fournies.
	Pot IV. – Trois plantes dont une tige très robuste et deux moins fortes; feuilles grandes, vertes; grappes bien fournies.
3e série . .	Pot V. — Deux plantes, tiges grêles, entrenœuds allongés; feuilles petites, jaunâtres; grappes peu fournies.
	Pots VI et VII. — Dans chacun, trois plantes, tiges petites et grêles, entrenœuds allongés; feuilles peu nombreuses, jaunâtres; grappes peu fournies.
4e série . .	Pot VIII. – Trois plantes, qui sont devenues plus robustes à partir de l'arrosage avec la solution chimique indiquée plus haut; feuilles moyennes, d'un vert sombre; grappes bien fournies
	Pot IX. – Deux plantes, ont souffert dans les premiers temps de la plantation; cotylédons petits, feuilles moyennes, d'un vert sombre.

Dans le tableau I, j'ai indiqué le nombre des feuilles (outre les cotylédons) que portaient les différentes plantes à la date du 28 août 1885 (1).

---

(1) Les plantes de la quatrième série sont restées souffrantes pendant tout le mois d'août, bien que j'aie donné la solution minérale à partir du 15 de ce mois. J'attribue le peu d'action des engrais chimiques, dans les premiers temps, à l'époque relativement tardive de leur emploi : j'avais attendu l'épuisement des réserves. Mais avant ce moment, les racines doivent absorber dans la terre des matières minérales, qui n'ont pas été fournies dans le terreau sans microbes. Cette remarque peut avoir son importance dans la grande culture lorsqu'il s'agit de fixer le moment le plus propice pour l'emploi d'un engrais chimique.

Tableau I.

I.	14	8	5
II.	11	10	6
III	8	7	3
IV	7	6	5
V.	5	5	
VI	3	2	4
VII	5	3	2
VIII.	6	5	4
IX	5	3	

Le 11 septembre, le nombre des feuilles de chaque plante a de nouveau été noté (tableau II).

Tableau II.

I.	22	13	9
II.	21	15	10
III	19	14	8
IV	20	9	9
V.	8	6	
VI	8	7	8
VII	7	6	3
VIII.	11	10	7
IX	14	8	

La comparaison des tableaux I et II montre que les plantes de la deuxième série, dont la végétation ne paraissait pas le 28 août différer beaucoup de la troisième série, n'ont pas tardé à croître avec plus de vigueur. Cette influence un peu tardive se comprend aisément si l'on se représente la multiplication graduelle des bactéries inoculées dans la masse de terreau.

La floraison n'est pas moins intéressante à suivre dans les diverses séries que le développement de l'appareil végétatif. Les premières fleurs se sont montrées le 17 août sur I et II, le 20 sur III et IV, le 28 sur VIII et seulement le 30 sur V. Les grappes sont grandes, bien ramifiées sur les plantes cultivées dans du terreau riche en bactéries ; elles sont moins belles sur les plantes nourries avec des engrais chimiques. Quant aux pieds de la troisième série, les grappes en étaient courtes et peu ramifiées ; les enveloppes florales même n'étaient pas sans paraître quelque peu réduites.

Le tableau III indique le nombre des fleurs comptées jusqu'au 13 septembre, époque où les derniers boutons commençaient à s'ouvrir.

Les colonnes de même ordre représentent les mêmes plantes dans tous les tableaux.

Tableau III.

I.	187	118	81
II.	176	121	75
III	173	112	98
IV	169	117	93
V.	79	45	
VI	65	61	42
VII	72	55	45
VIII.	111	103	71
IX	85	72	

Le 29 septembre, la floraison est terminée; les fruits sont en voie de formation et une bonne partie ont déjà atteint l'époque de maturité. Comme je devais quitter Bruxelles dans les premiers jours d'octobre, j'ai compté le nombre des fruits mûrs sur chaque plante en y ajoutant ceux qui étaient sur le point d'atteindre leur entier développement (tableau IV). L'erreur qui a pu résulter de ce mode de calcul est faible et peut être négligée, puisqu'elle s'applique uniformément à toutes les séries.

Vers la mi-septembre, un vent violent s'était fait sentir dans la serre, dont les ventilateurs n'avaient pas été fermés. Plusieurs plantes ont été renversées et quelques-unes n'ont pas survécu à cet accident.

Tableau IV.

I.	138	89	57
II.	144	plante morte	plante morte
III	137	95	61
IV	133	92	68
V.	36	14	
VI	29	24	23
VII	26	25	11
VIII.	83	79	plante morte
IX	64	41	

Afin de mieux faire ressortir les différences que présentent les plantes des diverses séries, j'ai calculé, par plante, le nombre moyen des feuilles le 28 août et le 11 septembre, des fleurs et des fruits. Ces moyennes sont réunies dans le tableau V.

Tableau V.

	NOMBRE			
	de feuilles le 28 août.	de feuilles le 11 septembre.	de fleurs jusqu'au 13 septembre.	de fruits le 29 septembre.
1^{re} série . . .	9	15	126.33	94.67 (1)
2^e série . . .	6	13.17	128	96
3^e série . . .	3.62	6.62	58	23.5
4^e série . . .	4.6	10	88.4	66.75

A l'aide de ces moyennes, j'ai dessiné la figure 3 dans laquelle la relation qui existe entre les diverses séries est représentée graphiquement. En réunissant les points qui se rapportent à chacune d'elles, on a des lignes brisées dont la comparaison permet de saisir rapidement les phases de la végétation dans chaque série.

A tous les points de vue, la troisième série est très inférieure aux autres. Il est remarquable que la deuxième série ait donné un peu plus de fleurs et de fruits que la première, qui a cependant été cultivée dans du terreau naturel.

Les chiffres consignés dans les cinq tableaux ci-dessus montrent à l'évidence que l'action des microbes est des plus utiles dans la terre arable, riche en détritus organiques. Et n'oublions pas, en envisageant ces résultats, que les plantes cultivées dans le terreau privé de bactéries ont encore profité des matières minérales produites par ces microbes avant la stérilisation.

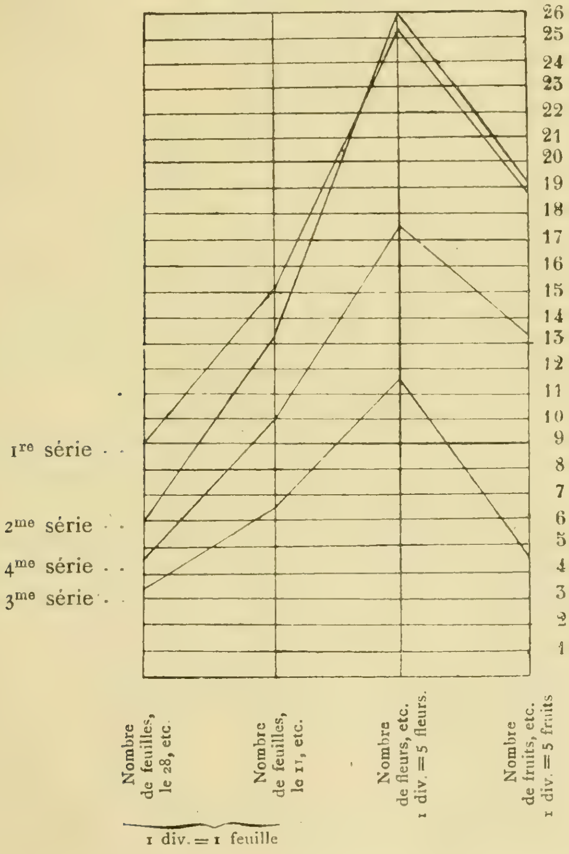
Il n'est plus permis de négliger l'importance des microorganismes du sol dans l'alimentation des plantes pour lesquelles l'acide carbonique et les matières minérales constituent la nourriture principale.

---

(1) Moyenne du pot I.

Désormais, la chimie agricole aura à s'occuper des propriétés biologiques des bactéries du sol. Nous ne pouvons encore entrevoir les découvertes à faire dans cette voie, qui a été si féconde pour la chimie organique générale. Tout permet de présumer que bien des faits observés par les agriculteurs, difficiles à accorder avec les théories actuelles, pourront ainsi recevoir leur véritable interprétation scientifique.

Fig. 3.



L'assimilation du carbone par les plantes vertes est actuellement la seule cause connue de production de matière organique. Elles peuvent, lorsque leur alimentation est exclusivement minérale (plantes cultivées dans des solutions nutritives), vivre indépendamment des autres êtres vivants. Toutefois la quantité de matières assimilables qui renferment du phosphore, de la potasse et surtout de l'azote et qui sont à la disposition de la vie végétale à la surface du globe, est limitée, et les générations successives sont obligées de vivre les unes aux dépens des détritus des autres. Mais la plante verte est incapable de s'assimiler directement les débris de ses pareilles qui viennent de mourir. Il faut ici l'intervention des microorganismes du sol qui vont précisément puiser leur carbone dans les restes des végétations disparues.

Une telle dépendance, une mutualité si utile et si simple à comprendre peut être comparée à la symbiose des Algues et des Champignons dans les Lichens et à celle non moins remarquable des racines de Cupulifères avec des Champignons hypogés. Pendant que les feuilles vertes exploitent l'air ambiant, les microbes rendent utilisable l'humus du sol sillonné par les racines. Mais ici encore la symbiose n'est pas également nécessaire aux deux parties : les plantes à chlorophylle pourraient se passer quelque temps des microbes du sol, mais ceux-ci sont impuissants à soustraire leur carbone à une source entièrement inorganique.

A l'époque où j'avais imaginé la méthode suivie dans cette étude (mai 1885), M. Errera m'avait engagé à l'appliquer à l'étude de la symbiose des racines de Cupulifères avec des mycéliums de Champignons hypogés (¹). Malheureusement la saison avancée ne me permit pas de trouver des fruits non germés de Chêne et d'autres espèces de la même famille. Je me propose d'aborder cette question plus tard.

Bruxelles, Laboratoire d'anatomie et de physiologie végétales
de l'Université.

(¹) B. Franck, *Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze.* (Ber. der Deutsch. bot. Ges., 1885, p. 128.)

RECHERCHES

SUR

LE POLYMORPHISME

DU

CLADOSPORIUM HERBARUM

PAR

É. LAURENT (¹)

Il existe parmi les champignons une foule de formes d'organisation peu compliquée, très répandues dans la nature, et qui depuis longtemps ont attiré l'attention des botanistes. Ce sont les Hyphomycètes ou Mucédinées. Les uns, au début des études cryptogamiques, les considéraient comme des champignons complets, autonomes, et en décrivaient les aspects si variés comme autant d'espèces distinctes. D'autres, à une époque qui n'est pas si lointaine, admettaient pour ces organismes un polymorphisme presque indéfini.

Par leurs caractères souvent peu distincts, la succession de leurs formes sur un même substratum, les Hyphomycètes semblaient se prêter à merveille à ce transformisme. Il fallut les recherches de de Bary, de Brefeld et de Van Tieghem pour ramener les esprits à des idées plus saines. Comme il advient souvent à la suite des controverses, l'autonomie des champignons inférieurs parut de plus en plus évidente. Quelques cas de polymorphisme

---

(¹) Ce travail a paru dans les *Annales de l'Institut Pasteur*, vol. II, pp. 558 et 582 (1888).

restaient cependant incontestables; tel est le *Botrytis cinerea*, forme conidienne du *Peziza Sclerotiorum*.

Après les récents travaux sur le développement des champignons inférieurs, les botanistes qui s'en occupaient au point de vue systématique, reprirent la description détaillée de ces végétaux. Les formes considérées comme espèces devinrent de plus en plus nombreuses. Pour s'en convaincre, il suffit de parcourir le volume que Saccardo consacre aux Hyphomycètes dans son *Sylloge Fungorum* et les diverses flores mycologiques publiées dans ces dernières années.

Trop rarement, ces prétendues espèces sont soumises à une étude méthodique basée sur le développement des organes reproducteurs. Des travaux de cette nature ont une utilité d'un ordre plus élevé : pour beaucoup de naturalistes, toutes ces moisissures ne seraient que des états de développement de champignons à structure plus compliquée, qui pour la plupart appartiennent à l'ordre des Ascomycètes, un petit nombre a celui des Basidiomycètes. Cette hypothèse ne peut assurément être confirmée que par de nombreuses cultures expérimentales.

Dans ces études, il importe de ne pas oublier que les milieux liquides ne conviennent guère au plus grand nombre d'Hyphomycètes. Beaucoup n'y développent que les filaments mycéliens sans revêtir l'aspect naturel avec cellules reproductrices. D'autre part, la méthode des cultures dans les liquides se prête assez mal à la séparation des divers types qui peuvent se trouver mélangés sur un même substratum. Des procédés de culture plus parfaits étaient à désirer.

Une nécessité du même ordre s'était révélée dans l'étude des bactéries; c'est R. Koch qui y répondit par la vulgarisation de la méthode de culture sur milieux solides et particulièrement sur gélatine.

Pendant le mois de décembre 1886, je fus amené à appliquer ce procédé à l'étude du *Cladosporium herbarum*, recueilli sur les matières végétales les plus variées. J'ai fait de ce champignon une étude prolongée, qui m'en a fait connaître le curieux polymorphisme.

Le milieu de culture dont j'ai fait l'emploi le plus fréquent, est le moût de bière additionné de 8 à 10 % de gélatine. Il est excellent pour la croissance d'un très grand nombre de moisissures. Les cultures ont été faites sur verres de montre placés dans des godets en porcelaine disposés en pile. Le procédé est très commode et permet d'observer facilement la croissance des mycéliums sous le microscope.

Tous les résultats consignés dans ce travail ont été contrôlés par la culture en goutte de gélatine nutritive suspendue à la face inférieure d'une lamelle. On peut ainsi suivre d'une manière continue, sous le microscope, le développement d'une même spore, sans crainte d'impuretés causées par les germes de l'atmosphère.

I

Cladosporium herbarum (*Link*).

Cette mucédinée est extrêmement commune dans la nature. Elle recouvre de taches foncées, parfois roussâtres, les tiges des plantes mortes; elle est très répandue à l'automne et au printemps. En été, elle abonde également sur les baies, surtout dans les derniers temps de la maturation. Ce sont au début des filaments irréguliers, cloisonnés, qui rampent à la surface des tiges mourantes, et qui parfois pénètrent dans les tissus corticaux. Çà et là il se produit des amas de cellules brunes, d'où s'élèvent bientôt des filaments dressés, terminés par des conidies.

Les productions appliquées sur les écorces se rapportent aux formes décrites par Link sous les noms de *Dematium nigrum* et de *Torula herbarum*. Des masses identiques peuvent cependant appartenir à d'autres champignons. La culture seule peut renseigner exactement sur la nature des mycéliums dématioïdes qui se rencontrent sur les débris végétaux.

Au sommet des filaments dressés naissent des conidies, à accroissement terminal et qui sont de forme extrêmement variable. Tantôt ce sont des cellules ovoïdes à membrane assez épaisse et brune; ou bien ces conidies se divisent et deviennent septées, formées de deux à cinq cellules. D'autres restent unicellulaires et conservent leurs parois hyalines; elles ont l'aspect de cellules de Levures, surtout des formes-levures mycodermiques (*Saccharomyces Mycoderma*). Plongées dans une goutte d'eau ou d'alcool, ces conidies se détachent avec la plus grande vivacité et se répandent dans le liquide.

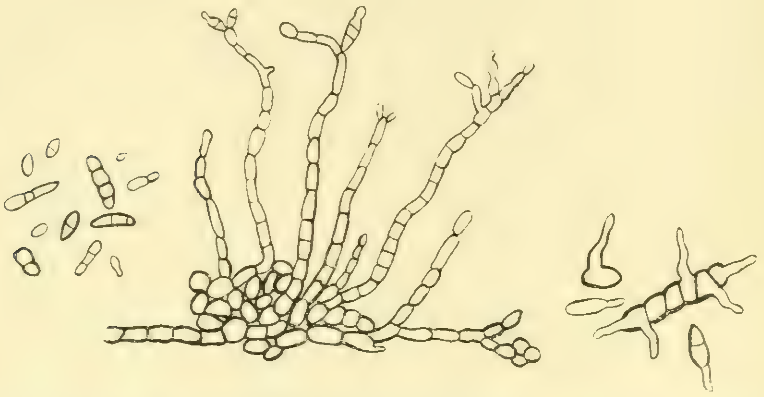


Fig. 1. — *Cladosporium herbarum,* récolté sur courge : *a,* mycélium et filaments conidifères. Gr. = 200. — *b,* diverses formes de conidies. Gr. = 200. — *c,* conidies en germination. Gr. = 600.

La vigueur des filaments du *Cladosporium* et les dimensions des conidies varient suivant la nature spécifique des plantes hospitalières. Les exemplaires récoltés sur les fruits charnus en décomposition (courges,...) sont beaucoup plus forts que ceux que l'on rencontre sur les tiges sèches. Enfin les divers échantillons placés en chambre humide donnent toujours des filaments plus élevés que ceux qui ont été recueillis en plein air. Ce sont là des variations causées par la différence de milieux nutritifs et qui disparaissent dans les cultures en milieux artificiels. Cependant on peut admettre l'existence de plusieurs races qui semblent se maintenir dans la suite des générations et qui se caractérisent par l'étendue des mycéliums, le diamètre des filaments et la taille des appareils conidifères. Des variétés de même ordre existent aussi chez d'autres moisissures très communes (*Penicillium glaucum*). Il n'y a certainement pas lieu de les considérer comme espèces.

La description que je viens de donner du *Cladosporium herbarum* se rapporte à la forme conidifère. D'après plusieurs botanistes (¹), celle-ci appartiendrait à un Ascomycète, le *Pleospora herbarum*, qui se présente en petites masses noires et globuleuses, sur les tiges mortes des plantes herbacées. De pareils rapprochements, faits sans cultures de vérification, sont toujours sujets à caution. L'identité spécifique du *Cladosporium* et du *Pleospora* a déjà été contestée par Gibelli et Griffini (²).

Dans mes nombreuses cultures de *Cladosporium*, je n'ai jamais observé la production de périthèces. Ce n'est toutefois pas une raison suffisante pour nier l'identité spécifique du *Cladosporium* et du *Pleospora*, car il est permis de supposer que la transformation d'une forme conidifère en forme ascomycète exige des conditions physiologiques particulières.

J'ai essayé sans plus de succès la transformation inverse par la culture du *Pleospora*.

Si la culture du *Cladosporium* ne m'a pas permis d'observer la production de périthèces, elle m'a révélé la variété remarquable des états conidifères de ce champignon.

Cultivé dans des solutions nutritives, moût de bière, infusion de pruneaux, liquide de touraillons sucré, etc., le *Cladosporium* typique en recouvre la surface d'un feutrage serré, pourvu à la face supérieure d'appareils conidiens de couleur foncée. La couche mycélienne est parfois gaufrée comme celle d'une culture d'*Aspergillus niger* dans le liquide Raulin. Si l'on prend la semence

---

(¹) Tulasne, *Selecta Carpologia fung.*, II, p. 261. O. Wunsche, *Flore générale des Champignons*, 1885, p. 45

(²) *Sul polimorfismo della Pleospora herbarum.* (Arch. del Laborat. di bot. crittog. in Pavia, I, p. 53, 1875.)

sur une écorce exposée à l'air, il arrive, mais rarement, que la culture s'arrête à l'état mycélien. On obtient ainsi des aspects *dematium* qui, en vieillissant, brunissent et forment des croûtes noirâtres analogues à l'état *fumago* que l'on rencontre sur les feuilles.

Lorsque la végétation du *Cladosporium* est dématioïde, il y a production dans le liquide de cellules isolées ou groupées en très petit nombre, absolument comparables à celles des Levures. Je les désignerai sous le nom de cellules formes-levures de *Cladosporium*. Cuboni, qui les a observées, les appelait cellules *saccharomycétiformes* (¹). J'aurai l'occasion de parler de cette forme-levure.

Le *Cladosporium* croît assez bien dans le liquide Raulin, sans présenter de caractère particulier.

En somme, la culture du *Cladosporium herbarum* sur milieux liquides reproduit l'aspect typique ; de plus, elle présente parfois à l'intérieur du liquide des filaments sans conidies aériennes, mais pourvus de conidies aquatiques qui ont la forme des cellules de Levures. J'emploie ici le mot aquatique pour caractériser ces productions cellulaires, car, à mon avis, elles correspondent exactement aux conidies portées par les filaments aériens.

Si, aux milieux liquides, on substitue la gélatine nutritive, le développement du *Cladosporium* devient bien plus intéressant à observer.

Quand les conidies semées proviennent d'une forme typique, c'est-à-dire non dématioïde, on voit les filaments mycéliens envahir la gélatine, puis atteindre la surface, se dresser dans l'air et se terminer par des appareils conidifères beaucoup plus compliqués que ceux du *Cladosporium* observé sur débris végétaux ou à la surface des liquides nutritifs. Ce sont de petites cimes arborescentes, à rameaux nombreux, dont les cellules diminuent progressivement de taille vers l'extrémité de chaque ramification. La croissance est terminale comme chez le *Cladosporium ;* les cellules du sommet sont donc celles qui ont été produites en dernier lieu.

(¹) Cuboni, *Sulla probabile origine dei Saccaromicete*, 1885.

Au contraire, chez le *Penicillium glaucum*, l'accroissement se fait à la base des chapelets de conidies.

La forme conidienne que présente le *Cladosporium* cultivé sur gélatine nutritive est connue des mycologues sous le nom de *Penicillium cladosporioïdes* Frésénius.

Pour l'obtenir à l'état le plus parfait, il ne faut semer sur gélatine riche en matières sucrées qu'un nombre modéré de conidies, de manière à assurer à chaque mycélium une abondante alimentation. Vues au microscope, à un faible grossissement, l'aspect des taches mycéliennes recouvertes de leurs appareils conidifères est vraiment admirable. Lorsque de nombreux mycéliums se pressent sur un petit espace, les filaments conidifères restent beaucoup plus maigres et ne diffèrent pas de ceux du *Cladosporium* récoltés sur tiges mortes.

II

PENICILLIUM CLADOSPORIOÏDES [*Frésénius* (1)].

Synonymes : *P. olivaceum* Corda ; *P. nigrovirens* Frésénius ; *P. viride* Frésénius ; *P. chlorinum* Frésénius ; *Hormodendron cladosporioïdes* Saccardo.

Il est caractérisé par des filaments dressés, cloisonnés, terminés par des appareils conidifères formés de rameaux disposés en grappes plus ou moins ramifiées, portant des conidies ovoïdes en chapelets, unicellulaires ou pluricellulaires, olivacées ou fauves.

Au contact de l'eau, les conidies se détachent de leur support avec la plus grande facilité ; il est presque impossible d'en faire de belles préparations microscopiques.

L'étude du *Pen. cladosporioïdes* a été entreprise par E. Lœw (2).

---

(1) G. Frésénius, *Beiträge zur Mykologie*, 1850, p. 22.

(2) E. Lœw, *Zur Entwickelungsgeschichte von Penicillium*. (Jahrbücher für wissensch. Botanik, t. VII, p. 472, 1870.)

Comme G. Frésénius, Lœw admet la distinction de ce champignon, mais identifie *P. viride, P. nigrovirens, P. chlorinum* de Frésénius et le *P. olivaceum* de Corda avec le *P. cladosporioïdes.* Ces formes diffèrent par le diamètre et la couleur de leurs filaments conidifères, ainsi que j'ai pu le constater fréquemment dans la suite de ces recherches. Une forme naine, grêle dans tous ses organes, est surtout commune sur la plupart des fruits sucrés arrivés à maturité.

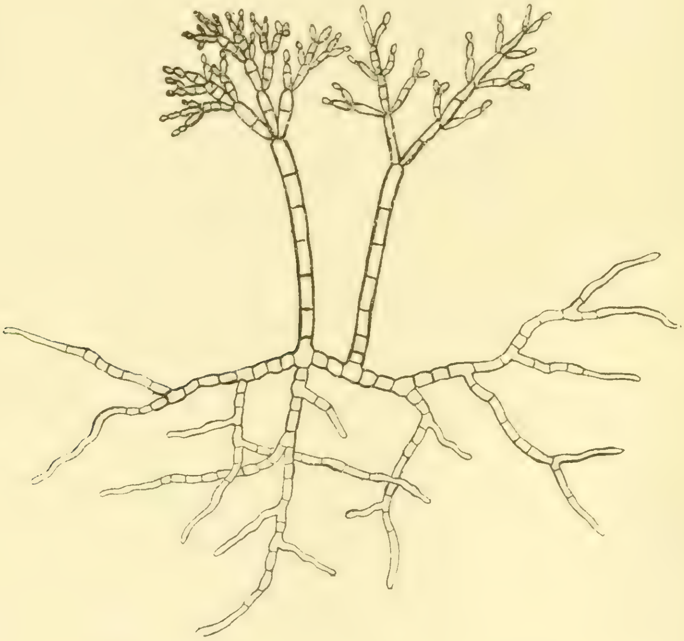


Fig. 2. — *Penicillium cladosporioïdes,* cultivé sur gélatine. Gr. = 80.

Les diverses variétés de *Pen cladosporioïdes* correspondent aux races de *Cladosporium herbarum* dont j'ai déjà fait mention. J'aurai l'occasion d'indiquer des variations de même nature dans la forme *dematium* et la forme-levure qui dérivent du *Cladosporium.*

La mucédinée décrite par Frésénius n'est un vrai *Penicillium* que par la disposition en pinceau plus ou moins parfait de ses rameaux conidifères. Elle se distingue du *Pen. glaucum* par la croissance terminale de ces derniers, ainsi que je l'ai déjà fait remarquer. Pour ce motif, on devrait abandonner ici le nom générique de *Penicillium*. Je ne le fais pas, parce que j'estime que pour les Hyphomycètes, la valeur des noms génériques est trop relative pour avoir la même importance que dans la classification des animaux et des végétaux supérieurs. Pour moi, le nom de *Pen. cladosporioïdes* désigne simplement et d'une façon commode un état conidifère du *Cladosporium herbarum*.

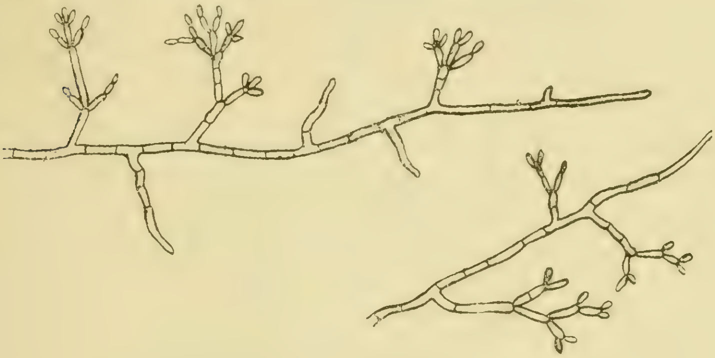


FIG. 3. — *Penicillium cladosporioïdes*, variété à filaments mycéliens étroits et à filaments conidifères très courts. Gr. = 80.

Malgré l'extrême dispersion des spores de ce champignon, la forme *Penicillium* est très rarement citée dans les flores cryptogamiques. Dans ses études sur les germes de l'air, E. Hansen a observé le *Pen. cladosporioïdes* à plusieurs reprises (¹). Avant d'entreprendre le présent travail, je l'avais trouvé sur une solution de dextrine très concentrée, et sur ce milieu j'avais pu constater toutes les transitions entre la forme *Cladosporium* à conidies peu abondantes et la forme *Penicillium* à conidies nombreuses. Il n'y a

---

(¹) *Comptes rendus du Laboratoire de Carlsberg*, 1879, pp. 59 et 66.

là qu'une question de nutrition plus ou moins favorable à une végétation vigoureuse. Les milieux sur lesquels le *Cladosporium* développe son mycélium sont ordinairement trop pauvres pour produire du *Pen. cladosporioïdes*.

Lorsque la gélatine qui sert à la culture se dessèche fortement, les filaments mycéliens qui y sont plongés concentrent çà et là leur protoplasme. Les masses ovoïdes ainsi formées semblent constituer des chlamydospores analogues à celles de plusieurs Mucorinées.

Ensemencé dans des tubes de gélatine par piqûre avec un fil de platine, le *Pen. cladosporioïdes* se développe exclusivement dans la portion superficielle. Il n'est nullement anaérobie. J'insiste sur ce point, car d'autres formes conidiennes de *Cladosporium*, que je décrirai plus loin, peuvent se développer dans la profondeur des liquides.

La transformation du *Cladosporium* en *Pen. cladosporioïdes* est aisée à réaliser sur gélatine. Le contraire est-il possible? Peut-on, avec des conidies de ce dernier, revenir à la forme normale des tiges mortes? Ce n'est pas difficile, pourvu que l'on emploie des milieux nutritifs appropriés. J'ai bien réussi sur empois d'amidon et surtout sur des morceaux de courge et de tiges de topinambour qui avaient été stérilisés par la vapeur d'eau et placés ensuite en chambre humide. J'ai obtenu des productions identiques à celles du *Cladosporium* placé dans les mêmes conditions.

La même transformation est aussi facile à réaliser par la culture du *Pen. cladosporioïdes* sur morceaux d'aubier de peuplier abattu au mois de juin et gorgé de matières sucrées. Enfin M. Massart est arrivé au même résultat par l'emploi d'une gélatine nutritive additionnée de 60 à 70 °/₀ de saccharose, de 20 °/₀ de glycérine, de 10 °/₀ de chlorure de sodium ou de 20 °/₀ de nitrate de potassium. A pareille concentration, ces substances sont nuisibles à l'assimilation par leur action osmotique considérable.

Il n'y a donc aucun doute : le *Penicillium cladosporioïdes* est une forme bien nourrie, très vigoureuse du *Cladosporium herbarum*. Mais le sujet n'est pas épuisé, et nous y reviendrons dans un prochain article.

III

Dematium pullulans [*de Bary* (¹)].

Sous ce nom, de Bary a décrit des masses mycéliennes qui abondent dans les solutions organiques abandonnées à l'air. Ce sont des filaments formés de cellules courtes, d'abord hyalines, mais qui s'entourent plus tard de membranes épaissies d'un brun olivâtre; les cellules deviennent alors renflées et paraissent articulées. Jamais il n'y a formation de filaments aériens avec conidies, mais, dans le liquide, il se produit souvent des cellules

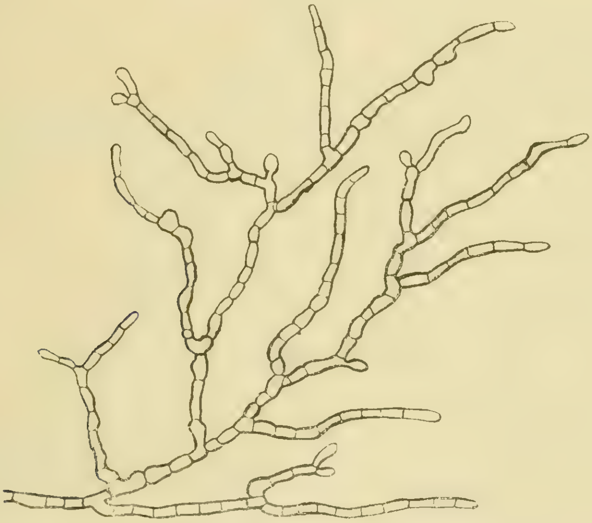


Fig. 4. — *Dematium pullulans*, sans formes-levures, observé dans une solution d'acétate de potassium.

(¹) *Morphol. und Physiol. der Pilze*, p. 182, 1866.

formes-levures, qui bourgeonnent à la façon des cellules de Levures.

Dans ses *Études sur la bière* (pl. IX, fig. G), Pasteur a très bien figuré l'aspect du *Dematium* avec formes-levures, récolté sur des grains de raisin plongés dans des solutions sucrées.

Cette mucédinée est extrêmement répandue; il n'est pas possible de placer dans des solutions nutritives un fragment de plante cueilli à l'air sans la voir apparaître. Elle est l'hôte habituel des liquides organiques préparés dans les laboratoires. Si commune qu'elle soit, cette moisissure n'avait pourtant jusqu'ici qu'une histoire très obscure.

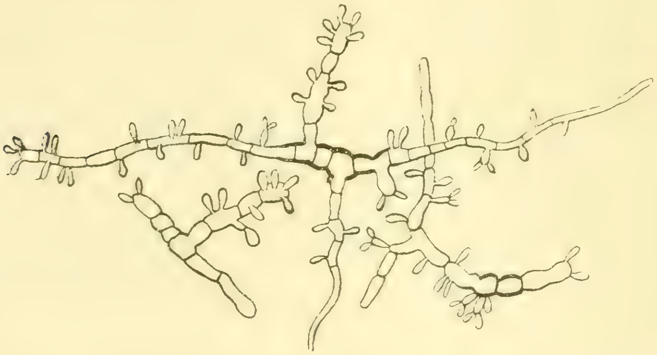


Fig. 5. — *Dematium pullulans*, avec formes-levures. Gr. = 300.

E. Lœw en a fait l'objet d'une bonne étude (¹). Cet auteur a remarqué la ressemblance du *Dematium* avec les filaments mycéliens de *Cladosporium*, mais n'a pas cru devoir admettre une communauté d'origine. Lœw a parfaitement observé la production de cellules formes-levures sur les filaments du *Dematium*.

Saccardo, dans son *Sylloge Fungorum* (vol. IV, p. 351), indique le *Dematium pullulans* comme un état mycélien du *Cladosporium herbarum*. Cette opinion n'est basée, d'après ce que

---

(¹) E. Loew, *Ueber Dematium pullulans*. (Jahrb. für wissensch. Botanik, t. VI, p. 467, 1868.)

m'a écrit le botaniste italien, que sur l'aspect des filaments mycéliens.

Frank (¹) rattache avec doute le *Dematium* au *Pen. cladosporioïdes.*

Pour Flügge (²), le *Dematium* appartient vraisemblablement au *Fumago* ou au *Pleospora.*

Enfin, tout récemment, Costantin (³) déclare identiques le *Dematium* et le *Cladosporium*, sans en donner de preuve.

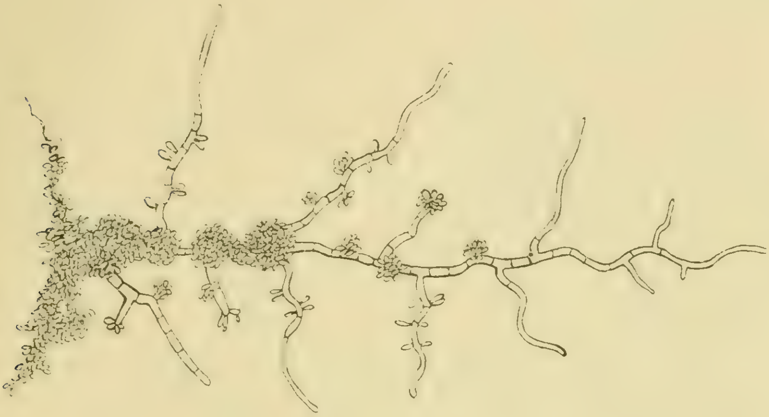


Fig. 6. — Un rameau d'une colonie étoilée de *Dematium* avec formes levures, cultivé sur gélatine. Gr. = 60.

Depuis l'année 1884, j'ai eu fréquemment l'occasion de rencontrer le *Dematium*, et j'ai essayé en vain d'en obtenir des conidies aériennes. En 1886, j'avais fortuitement observé, dans une solution d'acétate de potassium, un *Dematium* dont les filaments se prolongeaient par des appareils conidifères de *Pen. cladosporioïdes.* J'étais donc porté à admettre la même origine pour ces

---

(¹) A. Frank, *Synopsis der Pflanzenkunde*, Bd II, *Kryptogamen*, p. 610, 1886.

(²) G. C. Flügge, traduction de F. Henrijean, *Les microorganismes*, p. 72, 1887.

(³) J. Costantin, *Les Mucédinées simples*, p. 144, 1888.

deux mucédinées, lorsque mes études sur le *Cladosporium herbarum* me conduisirent à faire de nombreuses observations sur le *Dematium.*

Dans les cultures du *Cladosporium* dans des milieux liquides, on rencontre parfois, je l'ai déjà dit, des formes *Dematium* et levures. Mais elles sont peu favorables à l'examen, car les cellules formes-levures se séparent du filament et se répandent dans le liquide nutritif. Il n'en est plus ainsi dans les cultures sur milieux solides, principalement sur gélatine. On voit alors les filaments mycéliens produire latéralement des formes-levures, qui par bourgeonnement constituent des colonies analogues à celles des Levures

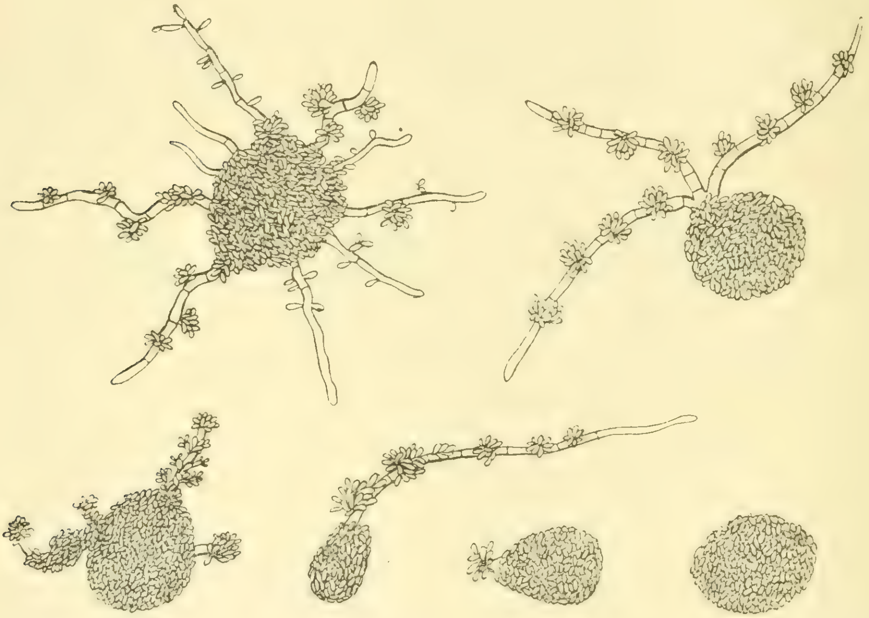


Fig. 7. — Six colonies de *Dematium* avec formes-levures, cultivé sur gélatine. On voit toutes les transitions entre les colonies étoilées et les colonies arrondies, analogues à celles des levures. Gr. = 66.

cultivées sur gélatine. Ces colonies ne subissent aucune altération tant que la gélatine reste solide.

Il s'en produit ainsi tout le long de chaque rameau; elles sont d'autant plus petites qu'elles sont plus rapprochées du sommet du filament, au voisinage duquel on voit encore des formes-levures isolées. Chacun des rameaux mycéliens est ainsi transformé en un chapelet de colonies de formes-levures; l'ensemble du mycélium a l'aspect d'une étoile à rayons plus ou moins nombreux fixée dans la couche de gélatine nutritive. L'examen microscopique à un faible grossissement en est des plus intéressants (fig. 6).

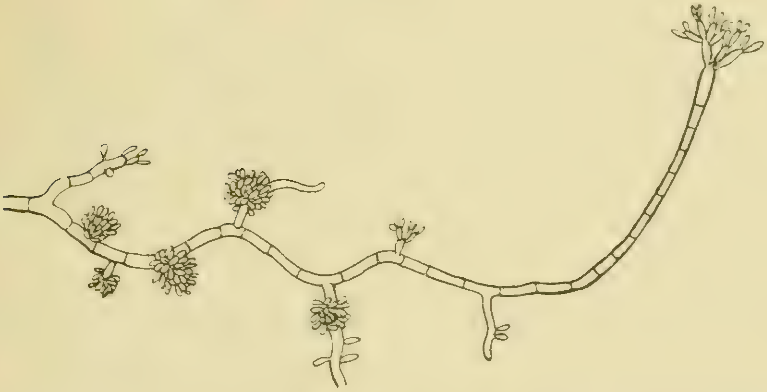


FIG. 8. — Un rameau de *Dematium* avec formes-levures, terminé par un appareil conidifère de *Penicillium cladosporioïdes*, observé dans une culture sur gélatine. Gr. = 66.

Cultivé sur gélatine, le *Dematium* avec cellules formes-levures donne très rarement des filaments aériens avec conidies; j'en ai cependant observé, à plusieurs reprises, qui n'étaient autres que les appareils conidifères du *Pen. cladosporioïdes*. J'ai eu la bonne fortune de constater le même fait dans des cultures de pollen faites dans des solutions de saccharose concentrées, et avec lesquelles il n'était presque pas possible d'éviter l'envahissement par le *Dematium* des chambres humides placées sous le microscope.

Plusieurs mycéliums produisirent des filaments aériens de *Pen. cladosporioïdes.*

Ces observations permettent de considérer le *Dematium pullulans* comme une forme mycélienne, aquatique, du *Cladosporium herbarum.*

Il convient de faire ici une remarque qui n'est pas sans importance dans cette question de polymorphisme. Le *Cladosporium* donne sûrement du *Pen. cladosporioïdes*, mais toutes les conidies de ces deux moisissures ne sont pas aptes à prendre l'aspect *dematium.* J'ai pu le constater dans des centaines de cultures. Il y a plus. Parmi les formes *dematium*, on rencontre toutes les transitions entre des mycéliums vigoureux, dépourvus de formes-levures, et des mycéliums réduits à quelques-unes de ces cellules. Les premiers, cultivés sur gélatine, produisent du *Pen. cladosporioïdes;* ils ne sont pas encore dégénérés aussi profondément que les formes *dematium* avec formes-levures, qui, elles, sont absolument incapables de reprendre l'état conidifère aérien. Tous les artifices de culture que j'ai employés : cultures sur tiges, sur fruits stérilisés, dans les milieux organiques les plus variés, ne m'ont jamais donné trace de retour au type originel.

J'étais donc arrivé à cette conclusion, pressentie par Frank et Saccardo, que le *Dematium pullulans* est un état affaibli du *Cladosporium herbarum.* Une preuve expérimentale était cependant nécessaire pour appuyer cette opinion. J'eus recours à bien des essais sans arriver au résultat espéré. Dans les milieux les plus pauvres (acétates...), les spores de *Cladosporium* donnent des mycéliums avec filaments conidifères typiques. Je n'ai pas été plus heureux avec l'emploi de la chaleur. L'idée me vint d'essayer la lumière solaire. Des spores de *Pen. cladosporioïdes* furent placées avec un peu de moût sucré dans des tubes à essai couchés très obliquement sur du papier blanc. Le tout fut exposé dans une serre, et recevait les rayons solaires, en été, depuis 8 heures du matin jusqu'à 6 heures du soir. Des tubes témoins se trouvaient non loin de là, sous une cloche noire ; je me suis assuré que la température n'était pas sensiblement différente au voisinage immédiat de chaque série de tubes mis en expérience. Après une insolation plus ou moins prolongée, les tubes furent retirés et j'y versai quelques centimètres cubes de moût sucré stérilisé.

Voici alors ce qu'on observe. Les tubes qui n'ont été exposés au soleil que pendant quelques heures ou durant deux ou trois jours. ne tardent pas à présenter la couche mycélienne superficielle si caractéristique du *Cladosporium*. Une insolation plus longue, de quatre. cinq jours ou plus en été, de plusieurs semaines au printemps, amène un changement bien marqué dans le développement. Des masses mycéliennes apparaissent dans la profondeur du liquide sous forme de taches floconneuses, et l'examen microscopique permet d'y reconnaître du *dematium*, encore assez vigoureux, mais pourvu de formes-levures analogues à celles que donne la culture du *Dematium pullulans*.

L'action de la lumière sur les Bactéries a été étudiée par divers observateurs (¹), qui ont reconnu qu'elle affaiblit le pouvoir germinatif et finit par tuer les spores de ces microbes. Mais c'est la première fois qu'une modification morphologique durable est signalée parmi les champignons comme due à un agent physique.

L'influence de la lumière explique suffisamment la fréquence assez grande des formes dématioïdes dans les cultures de *Cladosporium* recueillies sur des tiges ou des fruits exposés au soleil.

Il y a d'ailleurs un autre moyen d'arriver au même résultat.

Conservé à l'obscurité, le *Cladosporium* se modifie aussi avec le temps : des cultures âgées de près de six mois ont aussi donné des *dematium* avec formes-levures.

Il importe d'observer que, par suite de la modification causée par la lumière, le champignon acquiert la propriété de se développer dans la profondeur des liquides et même dans le vide. Il est devenu partiellement anaérobie. Le *Cladosporium* typique n'est nullement anaérobie ; ses spores refusent de germer dans le vide.

Contrairement à ce qu'on pourrait croire, la diminution de dimensions des conidies n'est pas un symptôme de dégéné-

---

(¹) Voir *Annales de l'Institut Pasteur*, t. I, p. 88.

rescence. Je me suis assuré que les spores les plus ténues, non affaiblies par la lumière, donnent sur gélatine des myceliums à filaments grêles, mais néanmoins pourvus de rameaux conidifères aériens.

Au bout de quelque temps, les cultures de *Dematium* sur gélatine et sur pomme de terre changent d'aspect : elles perdent leur teinte blanchâtre pour devenir d'un noir souvent très foncé. Les filaments et les formes-levures cessent d'être hyalins, leur membrane cellulaire s'épaissit, brunit fortement et le tout rappelle les pellicules de *fumago,* que l'on observe sur les feuilles des plantes.

La même modification se produit aussi dans les cultures en milieux liquides; après un laps de temps de durée très variable, on y trouve des amas de filaments et de formes-levures à membrane épaissie et de couleur très foncée. C'est là, sans conteste, un état favorable à la conservation du pouvoir germinatif, qui correspond pour le *Dematium* aux spores des Bactéries. Lors de la germination, ces kystes émettent des filaments de *dematium* avec formes-levures; les plus volumineux, nés de formes affaiblies, n'ont jamais reproduit l'état *cladosporium*. Voilà donc un champignon qui peut donner du *dematium* par dégénérescence, sans que la transformation inverse paraisse possible à réaliser.

Les états *dematium* et *fumago* ne sont pas propres au *Cladosporium.* Il en est de beaucoup moins répandus dans la nature, qui appartiennent à d'autres moisissures (*Alternaria tenuis*, *Penicillium glaucum,* etc.). Eux aussi reviennent très difficilement au type primitif, et il est souvent très malaisé de déterminer, même par la culture, la nature spécifique de ces productions cryptogamiques.

Une insolation prolongée complète la dégénérescence du *cladosporium :* la forme *dematium* diminue progressivement de vigueur et tend à donner exclusivement des colonies de plus en plus réduites. Des colonies étoilées très rameuses ne donnent plus par ensemencement que des masses à un ou deux filaments latéraux, et on arrive bientôt à des colonies arrondies comme celles de la levure de bière (voir fig. 7). Enfin, après une exposition au soleil d'autant plus courte que les rayons sont plus ardents, la plante meurt. Il n'est pas possible d'exprimer par des chiffres la résistance du *Dematium* à la lumière solaire. Je l'ai vu détruit après six jours d'insolation pendant le mois d'août 1887, tandis qu'il a pu résister du 25 février au 7 avril 1888.

IV

Formes-levures de Cladosporium herbarum (¹).

J'ai signalé la production de cellules à aspect de Levures sur les filaments mycéliens du *Dematium* dans les cultures sur gélatine et les solutions nutritives. Ces cellules se détachent rapidement de leur support dans les cultures liquides. Isolées, elles bourgeonnent

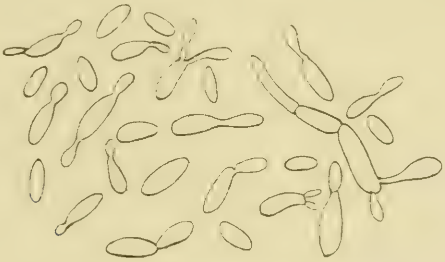


Fig. 9. — Forme-levure de *Cladosporium*. Gr. = 60.

(¹) Il y aurait peut-être lieu de réserver le terme levure aux champignons inférieurs qui provoquent les fermentations alcooliques typiques (levures de bière, de vin, etc.). Les microbes qui leur ressemblent, mais qui sont dépourvus du caractère ferment, seraient réunis sous le nom de formes-levures. Lorsque celles-ci recouvrent la surface des liquides organiques, ce seraient des formes-levures mycodermiques. Cette nomenclature empêcherait de confondre des organismes qui se ressemblent au point de vue morphologique, mais qui sont doués de propriétés physiologiques bien différentes.

à la façon des Levures; plus rarement elles donnent des filaments germinatifs, qui ne tardent pas à prendre l'état *dematium* ou *fumago*.

Les formes-levures ont été signalées chez les champignons par divers observateurs : par de Bary et Lœw pour le *Dematium pullulans;* par Cuboni pour le *Cladosporium;* par Brefeld pour des Ustilaginées (1) et des Basidiomycètes (2); par Duclaux pour le *Oidium lactis* (3). J'en ai observé chez plusieurs Ustilaginées non citées par Brefeld et chez le *Tubercularia vulgaris*. Enfin, Massart en a obtenu tout récemment dans la culture du *Lycoperdon cœlatum*.

Au moment de leur formation, toutes ces formes-levures sont dépourvues du caractère ferment, mais conservent indéfiniment cet état. Il convient de rappeler que des Mucorinées, dont l'organisation est si distincte des champignons que je viens de citer, ont aussi des formes-levures. Mais la durée de l'état levure n'est pas indéfinie.

La multiplicité des espèces qui peuvent engendrer des cellules à aspect de Levures, rend bien difficile à préciser l'origine des formes-levures si répandues, surtout dans l'atmosphère.

Sous le nom de torulacées, Pasteur a étudié des formes-levures rencontrées sur des grains de raisins, et qu'il rattachait avec raison au *Dematium pullulans*. J'ai pu m'assurer, par la culture, de la présence du *Dematium* et de ses formes-levures sur les fruits les plus variés, principalement sur ceux de nature pulpeuse. Ces productions sont aussi répandues sur les fruits des espèces sauvages que sur les fraises, les cerises, les groseilles, etc., récoltées dans les jardins et dans les serres. Toutefois elles sont bien plus abondantes en plein soleil que sur les baies situées à l'ombre, où prédomine le *Cladosporium* typique. Nous savons maintenant pourquoi. Les fruits protégés par un épiderme résistant, comme les pommes, les poires, certaines variétés de raisins, sont aussi peu favorables à la production des formes *dematium* et levures.

---

(1) Osc. Brefeld, *Untersuchungen aus den Gesammtgebiete der Mykologie*, Heft V, *Hefenpilze*. Leipzig, 1883.

(2) *Idem*, Heft VII, *Basidiomyceten*, 1888.

(3) Duclaux, *Microbiologie*, p. 673, 1883

Pasteur a émis l'hypothèse que c'est parmi ces végétations superficielles que naissent les ferments alcooliques (¹). Il y avait donc le plus grand intérêt à soumettre la forme-levure de *Cladosporium* à une étude aussi complète que possible.

Pour obtenir une semence bien pure, je suis parti des colonies plus ou moins rameuses que produit le *Dematium* cultivé sur gélatine. Les cellules formes-levures sont le plus souvent ovoïdes, mais on en voit de forme presque sphérique. Leur taille est extrêmement variable dans la même culture : les dimensions les plus communes sont de 8 à 15 μ pour le plus grand diamètre et de 4 à 9 μ pour la largeur.

Presque toujours les cultures de forme-levure renferment un nombre plus ou moins grand de filaments de *Dematium*, car le passage de l'un à l'autre état ne cesse de se faire que dans les races les plus affaiblies. Les renseignements qui vont suivre, relatifs à l'histoire de la forme-levure de *Cladosporium*, s'appliquent par conséquent au *Dematium pullulans*, arrivé à l'état producteur de cellules formes-levures.

Cultivée dans les solutions sucrées, moût de bière, de vin, liquide de touraillon sucré, etc., la forme-levure trouble bientôt le liquide, le rend fortement visqueux et donne à la surface du liquide une masse blanchâtre appliquée sur les parois du verre. Dans les tubes à essais, et dans les matras Pasteur, il se produit ainsi un anneau mycodermique assez caractéristique. A la longue, cet anneau noircit par suite de l'épaississement et de la subérisation des membranes. En même temps, la taille des cellules devient beaucoup plus considérable ; elles se remplissent de gouttelettes de matière grasse et revêtent l'état *fumago*. Cette transformation n'a pas seulement lieu à la surface, elle se fait aussi, mais

---

(¹) *Études sur la bière*, p. 155, 1876.

avec plus de lenteur, dans la profondeur des solutions sucrées.

Les cultures dans le vide ne présentent pas d'anneau mycodermique ; il en est de même pour les cultures des races les plus dégénérées.

La figure 7 représente l'aspect des colonies rameuses et non rameuses du *Dematium* et de la forme-levure sur lame de gélatine. En tube de gélatine, après un ensemencement par piqûre dans la masse, le développement est curieux à observer. A la surface, c'est une colonie épaisse, blanchâtre, qui s'accroît lentement et qui plus tard liquéfiera la gélatine. Tout le long de la piqûre, il se produit des rameaux qui rayonnent vers la paroi du tube. On ne peut mieux comparer l'aspect de la culture qu'à une jeune racine de maïs développée dans une chambre humide et couverte de poils radicaux.

Au sein de la gélatine, la pénétration de l'oxygène extérieur est fort difficile. Il faut donc que la forme-levure possède le pouvoir de croître en l'absence d'air. Le *Cladosporium* typique, dont elle provient, est au contraire nettement aérobie. Les produits de dégénérescence de ce champignon sont donc mieux doués que le type originel pour ce qui est de la nutrition dans la profondeur des liquides sucrés.

La forme-levure liquéfie la gélatine assez rapidement à la température ordinaire : du sixième au huitième jour, la culture a pris la consistance d'une matière extrêmement visqueuse. Je me suis assuré que cette viscosité n'est point due à des gaines gélatineuses analogues à celles qui sont si fréquentes chez beaucoup d'organismes inférieurs.

Lorsque les cultures sur gélatine se dessèchent, les cellules noircissent, se gonflent et forment des masses à aspect de *fumago*. Cette modification se fait aussi bien à l'obscurité qu'à la lumière.

J'ai fait aussi des cultures sur tranches, stérilisées à la vapeur, de pomme de terre, de carotte, de navet, placées dans de larges tubes à essais fermés par un tampon d'ouate.

Dans ces conditions, il se produit des pellicules visqueuses, d'un blanc de crème, sur lesquelles on aperçoit çà et là un léger duvet, dû aux productions filamenteuses de nature dématioïde. Ces pellicules noircissent aussi avec le temps ; mais auparavant, si on les expose à la lumière, même diffuse, elles acquièrent une teinte rose assez marquée. J'ai fait des cultures comparatives à l'obscurité, à la lumière diffuse et en plein soleil. La différence de coloration a toujours été des plus frappantes. J'exposerai plus loin les résultats auxquels je suis parvenu par la culture des formes devenues rouges à la lumière.

Pour ce qui est de la nutrition, la forme-levure de *Cladosporium* (et il en est de même du *Cladosporium* et du *Dematium*) a des aptitudes extrêmement variées. Elle se nourrit avec facilité des diverses matières sucrées, des peptones, de la gélatine pure, des citrates, tartrates, malates, succinates, lactates et acétates; elle végète dans des solutions minérales appropriées additionnées de glycérine, de divers glycosides et même de certains alcaloïdes (colchicine, atropine).

Le *Cladosporium* et ses formes réduites intervertissent la saccharose, attaquent jusqu'à un certain point les albuminoïdes et peuvent même se nourrir de matière amylacée à l'état d'empois.

La forme-levure préfère les milieux acides; elle résiste à 15 millièmes d'acide tartrique, à 25 millièmes d'acide lactique. Toutefois elle parvient à croître dans des moûts additionnés de 5 millièmes de soude caustique; une proportion de 1 °/₀ de cet alcali entrave la croissance.

J'ai remarqué que la liquéfaction de la gélatine est un peu plus rapide dans les cultures en gélatine alcaline; il y apparaît aussi de bonne heure des formes *fumago*, qui trahissent un état de souffrance.

Les grosses cellules noires ainsi produites peuvent, à la germination, donner des filaments dématioïdes. Le retour de la forme-levure ordinaire à l'état *dematium* est donc aussi facile à réaliser que la transformation inverse.

Comme pouvoir d'assimilation pour les substances organiques, il n'y a guère que le *Penicillium glaucum* et la *Levure de bière* (¹)

(¹) E. Laurent, *Sur les aliments organiques de la Levure de bière.* (Bull. Soc. bot. de Belgique, t. XXVII, 1888.)

qui puissent rivaliser avec le *Cladosporium* et ses états polymorphes. Ceux-ci se laissent cultiver sans difficulté dans les solutions minérales qui renferment, outre un aliment azoté, un peu de phosphate de potassium et de sulfate de magnésium associé à l'une des matières combustibles dont je viens de faire l'énumération (¹). La nature ammoniacale ou nitrique de l'engrais n'est pas indifférente.

Le *Cladosporium* préfère les nitrates; il pousse moins bien dans les solutions qui contiennent du sulfate d'ammoniaque. Voici les résultats de cultures comparatives faites dans des solutions renfermant des quantités équivalentes d'azote, de nitrate de sodium et de sulfate d'ammoniaque, et une proportion de saccharose égale à 2.5 %.

Matière sèche produite pour 20 centimètres cubes du mélange après vingt jours de végétation à la température de 20 à 22° :

	I.	II.
Avec le nitrate de sodium	0,203 gr.	0,1895 gr.
Avec le sulfate d'ammoniaque	0,164 —	0,120 —

Il n'en est pas de même de la forme-levure, qui donne un poids de cellules toujours plus élevé dans la solution ammoniacale. Trois

---

(¹) Voici la composition du mélange salin que j'emploie le plus fréquemment dans la culture des microbes; il a été calculé d'après la composition de la levure de bière et convient à une foule d'organismes :

Eau	1,000 c.c.
Nitrate de sodium	6,07 gr.
ou sulfate d'ammoniaque	4,71 —
Phosphate de potassium	0,75 —
Sulfate de magnésium	0,10 —
Une matière organique	

Pour les champignons, il est utile d'ajouter un millième d'acide tartrique; le liquide doit être légèrement alcalinisé s'il est destiné aux bactéries.

races différentes ont été cultivées dans les mêmes conditions que le *Cladosporium* :

	I.	II.	III.
Avec le nitrate de sodium . .	0,0795 gr.	0,078 gr.	0,0325 gr.
Avec le sulfate d'ammoniaque.	0,090 —	0,0895 —	0,058 —

L'addition de sulfate de sodium à 1 °/₀ aux deux solutions ne modifie en rien les résultats; ils sont donc bien l'effet de l'action différente des nitrates et des sels ammoniacaux.

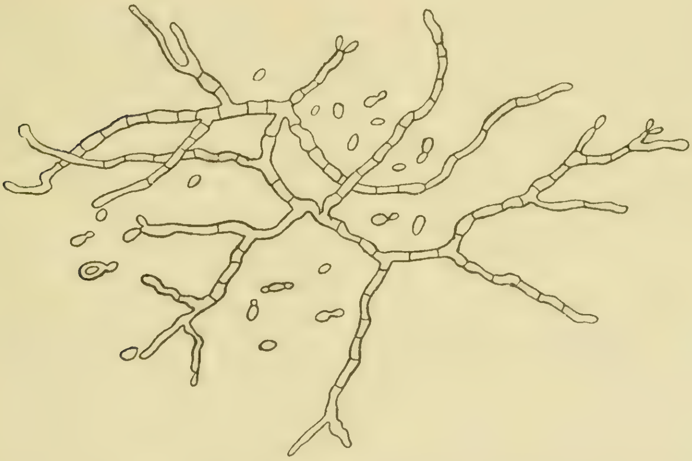


Fig. 10. — Forme-levure cultivée dans la solution nitrique. Gr. = 200.

Un examen attentif des cultures montre que dans la solution ammoniacale, il y a l'anneau mycodermique habituel, et que le liquide est devenu très visqueux. Dans le mélange nitrique, ni anneau mycodermique ni viscosité. Ce n'est pas tout. Le microscope révèle une différence d'un autre ordre. La solution nitrique favorise le développement de filaments dématioïdes (fig. 10), tandis que dans la solution ammoniacale, ce sont les cellules formes-levures qui prédominent à l'exclusion presque complète de productions filamenteuses (fig. 11).

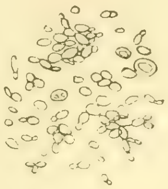


Fig. 11. — Forme-levure cultivée dans la solution ammoniacale. Gr. = 180.

Une relation paraît exister entre cette influence du nitrate de sodium sur la forme-levure et la préférence du *Cladosporium* pour le même sel. Il n'est pas non plus impossible que l'observation actuelle puisse être rapprochée de l'action presque nulle des nitrates sur le développement de la Levure de bière.

La forme-levure, et il en est de même du *Cladosporium*, réduit les nitrates en nitrites. La réaction qui nous a servi à vérifier ce fait est celle du chlorure de naphtylamine et de l'acide sulfoanilique.

Dans les milieux peu nutritifs, la forme-levure passe rapidement à l'état *fumago*, et souvent aussi ses cellules se remplissent de nombreux globules gras, de dimensions parfois considérables.

Comme dans la grande majorité des champignons, le *Cladosporium*, et surtout ses formes-levures, se prêtent très bien à la formation de réserves hydrocarbonées, qui s'accumulent dans les cellules à l'état de glycogène, et que l'iode colore en rouge brun plus ou moins foncé. La réaction est surtout bien visible dans les cultures sur gélatine, avant le moment de la liquéfaction. Dès que les cellules peuvent reprendre leur croissance sans obstacle, comme dans les liquides, la réserve ne tarde pas à disparaître.

Cultivée dans les solutions sucrées, de maltose, de glycose ou de sucre interverti, la forme-levure normale est dépourvue du caractère ferment. Cependant il se produit un peu d'alcool par suite de la continuation de la vie dans la profondeur des liquides.

La proportion d'alcool ainsi formée est toujours très faible; à diverses reprises, j'ai trouvé, dans des moûts sucrés à 5 °/₀, de 0.6 à 1 °/₀ d'alcool après un mois de végétation.

La forme-levure se distingue en outre des vraies Levures par l'absence d'endospores. J'ai fait de très nombreux essais, à des températures variées, surtout sur le plâtre, en vue d'observer la production de spores internes. Jamais la forme normale ne m'en a donné, tandis que des cultures simultanées de Levures de bière et de vin m'en produisaient en abondance. Plusieurs fois cependant j'avais cru en avoir observé; mais ce n'étaient que des corps gras réunis par deux, trois ou quatre dans chaque cellule. Le contact prolongé de l'éther les faisait disparaître et enlevait toute illusion.

Je me suis assuré par la culture que la forme-levure ne peut pas non plus produire de végétations mycodermiques à la surface des liquides alcooliques (vin et bière).

Il semble donc que les cellules bourgeonnantes de *dematium* soient absolument différentes des Levures. Néanmoins, j'estime que rien ne nous autorise à abandonner l'hypothèse de Pasteur sur l'origine des ferments alcooliques, et j'indiquerai bientôt des faits probants dans cet ordre d'idées.

Je ne veux insister pour le moment que sur la production de races de formes-levures de *Cladosporium* à colonies roses sur Pomme de terre. J'avais eu l'occasion de l'observer pendant le mois de décembre 1887, mais je n'y avais pas attaché grande importance parce que cette variation ne m'avait pas paru persister dans des cultures successives. Pendant le mois de septembre dernier, une petite forme-levure de *Cladosporium*, trouvée sur des Groseilles desséchées, fut exposée au soleil, et comparativement à l'obscurité, afin d'en étudier les modifications. Je fus très surpris de trouver, au bout de quelque temps, dans les tubes exposés au soleil, non seulement la dégradation morphologique dont j'ai déjà parlé, mais encore la formation d'un anneau rose au niveau du liquide. Des cultures faites sur gélatine avec des cellules contenues dans les tubes insolés et non insolés, m'ont fourni des résultats bien différents. Celles qui provenaient de tubes conservés à l'obscurité ont produit des colonies pour la plupart étoilées et blanches comme d'habitude. Elles liquéfiaient la gélatine au bout de six ou sept jours. Les cultures provenant d'une semence exposée au soleil pendant deux jours ne différaient guère des premières. Quatre jours d'insolation avaient provoqué la production de colonies à contour arrondi, caractère dû à l'action débilitante des radiations solaires. Les plus superficielles présentèrent, dès le troisième jour, une nuance rose qui s'accentua au point de donner des productions absolument semblables à la forme-levure rose, si répandue dans les eaux et l'atmosphère. J'en avais en culture au moment de ces expériences. La ressemblance des colonies et des cellules n'aurait permis aucune distinction pour l'œil le plus exercé. Les cellules, assez allongées sur la gélatine (fig. 12), devenaient plus arrondies sur tranches de Pommes de terre (fig. 13).

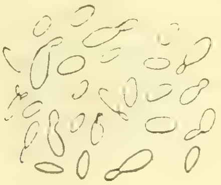


Fig. 12. — Forme-levure de *Cladosporium* rose, cultivé sur gélatine. Gr. = 600.

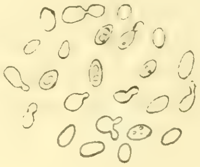


Fig. 13. — La même, cultivée sur Pomme de terre. Gr. = 600.

La forme-levure rose de l'air (*Saccharomyces* ou *Cryptococcus glutinis* de Frésénius et de Cohn, *Rosahefe* des auteurs allemands modernes) a été l'objet de nombreuses observations. Hansen (¹) croit qu'il en existe plusieurs espèces (²), les unes à cellules arrondies, une autre à rameaux germinatifs (³).

La forme-levure rose de *Cladosporium* diffère, il est vrai, quelque

---

(¹) *Comptes rendus du Laboratoire de Carlsberg*, 1879, p. 81.

(²) Il vaudrait mieux employer le mot races.

(³) Pour l'une d'elles, cet auteur dit avoir observé des endospores. Bien souvent, j'ai voulu vérifier ce fait : tout ce que j'ai obtenu, c'était des corps gras qui simulaient des spores de la manière la plus parfaite, mais disparaissaient à la longue dans l'éther.

peu de la forme-levure rose de l'air : dans les liquides sucrés, la coloration est moins nette; elle liquéfie aussi la gélatine plus tôt, et il y a, plus souvent qu'avec la forme-levure rose de l'air, développement, dans les cultures, de rameaux latéraux semblables à ceux du *dematium* cultivé sur gélatine. Il se produit ainsi des formes *dematium* roses. Cette diversité d'aspect montre que l'insolation n'avait pas encore affaibli la descendance d'une façon égale pour tous les individus d'une même race. Il y en avait de plus atteints les uns que les autres. Dès lors, il nous est possible de comprendre et d'expliquer l'existence dans l'air de plusieurs races de forme-levure rose, comme l'avait observé Hansen. Rien ne nous dit, d'ailleurs, que d'autres Champignons ne puissent donner des formes-levures analogues.

Il me paraît, en effet, assez probable que les mycéliums roses que l'on trouve souvent sur les lames de gélatine exposées à l'air, dérivent aussi de spores influencées par la lumière solaire. Beaucoup de ces mycéliums appartiennent au *Peziza Sclerotiorum* (*Botrytis cinerea*). Dans les cultures, ils perdent aisément leur matière colorante et retournent aux types spécifiques, tandis que la forme-levure rose de l'air ne m'a jamais présenté de variation incolore, et semble par conséquent plus stable.

Action de la chaleur. — Comme la plupart des microbes ubiquistes, la forme-levure de *Cladosporium* se montre peu difficile au point de vue de la température. A 6°, le développement en est bien marqué : il ne cesse qu'à 38°; l'optimum de croissance est compris entre 26° et 30°.

Le chauffage dans l'eau à 45°, pendant cinq minutes, des cellules de la forme-levure et des conidies de *Cladosporium*, affaiblit fortement le pouvoir germinatif; pour la première, les cellules courtes prédominent au détriment des formes filamenteuses. La température de 48° pendant cinq minutes est mortelle.

Si le chauffage se fait à sec, il faut élever la température à 100° pendant le temps indiqué pour détruire la vitalité des germes.

Je n'ai pas indiqué la production des formes dégénérées dans le chauffage des spores du *Cladosporium ;* on y parviendrait peut-être par une action plus longue de la chaleur, plus favorable à une oxydation lente du protoplasme.

Action du temps. — La forme-levure de *Cladosporium* et ses variétés sont extrêmement répandues dans l'air et même dans les couches superficielles du sol. Des centaines de lames ont depuis deux ans été exposées à l'air dans des localités diverses. Toujours j'ai rencontré des colonies étoilées ou arrondies de *dematium* et de forme-levure, que la culture m'a permis de rapporter au *Cladosporium*. Il ne faut donc pas s'étonner si les fruits charnus portent des légions de cellules, tant à l'état de *Cladosporium* que sous l'aspect de *dematium* et de formes-levures. J'en ai compté des milliers sur des Fraises, des Cerises et des Raisins de moyenne grosseur, récoltés avec toutes les précautions exigées en pareille circonstance.

Cette abondance de germes d'une même espèce s'explique beaucoup mieux par la facilité avec laquelle ces moisissures se nourrissent des substances les plus variées que par la durée du pouvoir germinatif des spores. Les conidies du *Cladosporium* et du *Pen. cladosporioïdes,* ainsi que les cellules hyalines ou noires de *dematium* et de forme-levure, ne tardent pas à s'altérer, surtout au contact de l'air. Après six mois, des conidies de *Pen. cladosporioïdes* cultivé sur gélatine en tubes à essais et conservé à l'obscurité, sont restées inertes sur gélatine comme dans les moûts sucrés. J'en ai vu d'autres se développer après trois, quatre ou cinq mois de conservation dans les mêmes conditions. Les cellules hyalines de la forme-levure ne résistent pas pendant un temps plus long; même dans des ampoules de verre, elles ont été trouvées mortes après neuf mois, malgré l'absence d'air. Par contre, les cellules qui ont pris l'aspect *fumago* sont plus résistantes; j'en ai vu se développer vigoureusement après dix mois de séjour dans un matras Pasteur placé à l'obscurité.

D'après Duclaux (¹), les conidies de *Penicillium glaucum*

(¹) E. Duclaux, *Sur la durée de la vie chez les germes des microbes.* (Ann. de chimie et de physique, 6ᵉ série, t. V, 1885.)

sont encore vivantes après six années de conservation à sec. Le *Cladosporium*, quoique très répandu comme le *Pen. glaucum*, est donc moins bien doué pour ce qui est de la longévité des germes. Par contre, il résiste beaucoup mieux que celui-ci à l'influence de la lumière solaire, qui est rapidement mortelle pour les spores de *Penicillium glaucum*. Ainsi s'explique la prépondérance du *Cladosporium* dans la nature.

V

FUMAGO DE CLADOSPORIUM HERBARUM.

Les botanistes s'accordent généralement à appeler *fumago* des productions noirâtres qui recouvrent les feuilles de plantes, surtout des espèces atteintes de la miellée. Zopf (1) a montré la variété des aspects que présente le *Fumago*, surtout en ce qui concerne la production des conidies. Il en a également signalé la forme-levure.

J'ai été amené, dans le cours de ces recherches, à faire un grand nombre de cultures sur gélatine de *fumagos* récoltés sur des plantes très variées dans les diverses régions de l'Europe et même dans les pays tropicaux. Il résulte de ces essais que ces productions se rapportent à plusieurs types, au moins à deux ou trois que je crois bien distincts, mais parmi lesquels le *Cladosporium herbarum* est le plus commun. Bien souvent les cultures sur gélatine de *fumago* recueilli sur des plantes de pleine terre et de serres, surtout sur Oranger, m'ont donné du *Pen. cladosporioïdes*, du *Dematium pullulans* et la forme-levure de *Cladosporium*. Comme on le voit, l'action solaire a pu dans ce cas modifier profondément les cellules du *Cladosporium*. J'aurais voulu réaliser expérimentalement la transformation de ces derniers en *fumago* sur les feuilles des plantes les plus sujettes à ce développement cryptogamique. Il n'est pas possible de les stériliser sûrement sans les tuer, ce qui modifie les conditions de vie des Champignons super-

---

(1) ZOPF, *Die Conidienfruchte von Fumago*. (NOVA ACTA DER LEOP. CAROL., t. XL, p. 157.)

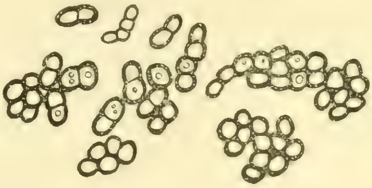


Fig 14. — *Fumago* de *Cladosporium* sur feuille de Pommier. Gr. = 200.

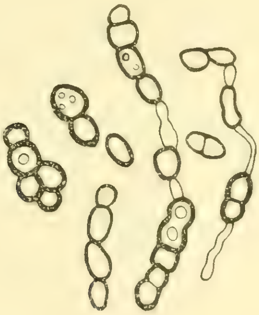


Fig. 15. — *Fumago* produit par la forme-levure cultivée dans une solution minérale additionnée de colchicine. Gr. = 200.

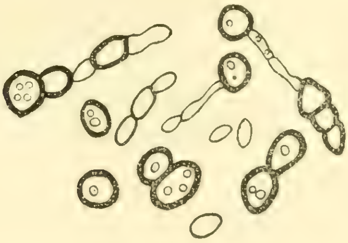


Fig. 16. — *Fumago* de forme-levure cultivée dans un liquide sucré. Gr. = 200.

ficiels. Mais sur gélatine et surtout sur Pomme de terre, j'ai observé bien souvent la formation d'états *fumago* dérivés de cultures de *dematium* et de *Cladosporium*. Il n'y a donc aucune raison pour laquelle les conidies de ce Champignon et de ses formes végétatives ne puissent se développer sur les feuilles recouvertes de matières sucrées.

Il convient de remarquer que je réunis sous le nom de *fumago* de *Cladosporium* des productions dérivées d'états très différents de ce Champignon. Ainsi les conidies de *Cladosporium* typique et de *Pen. cladosporioïdes*, les cellules de *dematium* et de forme-levure blanche peuvent revêtir l'aspect de grosses cellules, véritables kystes à membranes épaisses et brunes. Ce ne sont là que des états plus résistants, auxquels on ne peut accorder, au point de vue du polymorphisme, l'importance des formes *dematium* et levure. J'ai déjà fait remarquer que celle-ci retourne à celle-là par l'intermédiaire d'un état *fumago*, dans lequel on pourrait voir une forme de retour vers le type immédiatement supérieur, le *Dematium*. C'est là un exemple d'évolution progressive qui se manifeste dans le développement des formes très dégénérées de *Cladosporium*.

Quand il vit à l'état de *fumago* sur les feuilles des plantes, le *Cladosporium* n'est pas un vrai parasite : il se nourrit des matières sucrées diffusées au travers de l'épiderme par suite d'un état maladif des tissus foliaires. Il est cependant des cas où le *Cladosporium* prend des allures parasitiques plus nettes. C'est ce que j'ai pu constater en Belgique sur des Ananas magnifiques, cultivés dans des conditions d'humidité telles que les fruits étaient atteints de gommose, et se laissaient pénétrer par des filaments mycéliens. Ceux-ci appartenaient à une race grêle de *Cladosporium* avec formes *dematium* et levure. Le mycélium provoquait une rapide décomposition des tissus atteints. La maladie disparut avec la cessation de l'humidité excessive dont on entourait les plantes.

J'ai pu me convaincre que certaines affections de plantes de grande culture (pourriture des feuilles de Betteraves, Carottes...) sont également dues à des races de *Cladosporium*.

Il n'y a pour moi pas le moindre doute que des états de développement du *Cladosporium* ont été à diverses reprises décrits par des botanistes trop désireux de créer des noms nouveaux. C'est ce qui ressort de l'examen des travaux des anciens mycologues. Mais le laconisme des descriptions ne permet guère de faire des identifications certaines.

VI

Restreint aux résultats obtenus dans le cours des présentes recherches, le polymorphisme du *Cladosporium herbarum* peut suggérer quelques réflexions sur la nomenclature des Hyphomycètes.

D'après mes observations, ce Champignon peut présenter les états suivants :

1. *Cladosporium herbarum* (type naturel);
2. *Penicillium cladosporioïdes;*
3. *Dematium* (*pullulans*) sans cellules formes-levures;
4. — — avec cellules formes-levures;
5. Forme-levure blanche ou torulacée de Pasteur;
6. — — rose;
7. *Fumago* ou état d'enkystement commun aux cinq premières formes.

En laissant de côté les *Fumago*, on peut classer ces états de développement en deux groupes : le premier comprend les n^{os} 1 et 2, et on peut y réunir le n° 3 dépourvu de conidies aquatiques, mais capable de produire des conidies aériennes. Le second groupe est formé des n^{os} 4, 5 et 6, à conidies uniquement aquatiques. Les formes du premier groupe ne peuvent donner celles du second sans l'intervention de causes qui affaiblissent l'organisme. Et les races suffisamment affaiblies n'ont jamais repris l'état dont elles ne sont que des produits dégénérés.

On se trouve dans la nécessité de désigner ces formes sous des noms différents pour éviter des descriptions sommaires.

Comme on le voit, la nomenclature des organismes inférieurs n'aura jamais la précision qui en fait le mérite chez les êtres supérieurs à développement défini.

Néanmoins une réforme complète du langage botanique appliqué aux Hyphomycètes serait à souhaiter et pourrait être réalisée au fur et à mesure des progrès des études. En admettant, ce que je ne crois pas, que le *Cladosporium herbarum* ne se rapporte à aucun Champignon d'organisation plus élevée, il y aurait avantage à en désigner les états végétatifs de la manière suivante : forme *penicillium*, forme *dematium*, forme-levure blanche, forme-levure rose, *fumago*.

Cette réforme, toute radicale qu'elle puisse paraître, s'imposera tôt ou tard ; elle sera le corollaire nécessaire de l'étude expérimentale des Hyphomycètes.

Jusqu'ici je me suis abstenu d'émettre une hypothèse sur l'état ascomycète du *Cladosporium herbarum*. Ce n'est pas le *Pleospora herbarum*, dont j'ai obtenu les périthèces dans la culture de l'*Alternaria tenuis*. Il semble même, d'après mes observations, ne pas exister d'affinité très grande entre le *Cladosporium* et l'*Alternaria*. Il est très vraisemblable que la forme ascospore du premier n'est autre que le *Capnodium salicinum*, auquel jusqu'ici les mycologues ont attribué exclusivement les *fumago* foliaires. J'aurais voulu vérifier cette hypothèse par la culture des ascospores de *Capnodium*, mais je n'en ai jamais rencontré pendant la durée de ces recherches.

Il n'est pas inutile, pour la compréhension du polymorphisme des êtres inférieurs, de mettre en relief l'idée générale à déduire des recherches actuelles.

Le *Cladosporium* est un exemple d'organisme capable de conserver indéfiniment son état végétatif avec conidies aériennes. L'influence de la lumière, ainsi que du temps, modifie l'organisation de ce Champignon au point de lui faire prendre des états absolument distincts, aussi persistants que la forme typique (*dematium*, formes-levures blanche et rose).

Un tel polymorphisme n'est nullement comparable à la succession des états conidiens et ascomycètes (*Botrytis* et *Peziza Sclero-*

tiorum), ni à l'alternance des appareils sporifères des Champignons parasites qui vivent sur des plantes d'espèces différentes (des Urédinées).

Dans un prochain travail, je démontrerai que les variations morphologiques et surtout physiologiques sont chez les Bactéries encore bien plus remarquables.

Travail fait au laboratoire de physiologie végétale de l'Université de Bruxelles et au laboratoire de microbiologie de la Sorbonne, à Paris.

EXPÉRIENCES

SUR

L'ABSENCE DE BACTÉRIES DANS LES VAISSEAUX DES PLANTES

PAR

É. LAURENT (1).

Dans une note publiée en 1885 (2), j'ai démontré qu'il n'existe pas de bactéries dans les graines de Maïs et d'Orge ni dans les tubercules de Pomme de terre et de quelques autres plantes. Depuis quatre ans, des recherches analogues ont été faites par Fernbach (3), di Vestea (4) et J. Grancher et E. Deschamps (5). Ces expérimentateurs ont également conclu que les tissus des plantes qu'ils ont étudiées ne renferment pas de bactéries lorsqu'on les examine à l'état normal.

Si les tissus cellulaires des graines et des tubercules ne se laissent pas pénétrer par les microbes, on peut supposer qu'il en est autrement dans les canaux vasculaires des plantes dont les racines plongent dans le sol. Un petit nombre de couches cellulaires séparent les extrémités des vaisseaux du milieu extérieur si riche en microbes de toutes sortes. Souvent aussi des racines sont détruites, soit par les petits animaux souterrains, soit par la pourriture. Il y avait donc lieu de s'assurer par l'expérience si des bactéries existent dans la sève des plantes observées à l'état normal.

---

(1) Ce travail a paru dans le *Bulletin de l'Académie royale de Belgique,* 3e série, t. XIX, n° 4, pp. 468-471, 1890.

(2) *Bulletin de l'Académie royale de Belgique,* 3e série, t. X, p. 38.

(3) *Annales de l'Institut Pasteur,* t. II, p. 567, 1888.

(4) *Ibidem,* t. II, p. 670, 1888.

(5) *Archives de médecine expérimentale et d'anatomie pathologique,* 1re série, t. I, p. 33, 1889.

J'ai fait choix de jeunes Vignes cultivées en pots. Le grand diamètre et la rareté des cloisons transversales des vaisseaux de cette espèce la rendent *a priori* très favorable à la circulation des germes bactériens à travers la tige.

Onze pieds de Vigne, qui n'avaient subi aucune taille, furent mis en expérience pendant l'hiver dernier. Après quelques semaines de séjour dans une serre chaude, chaque tige avait donné plusieurs rameaux couverts de feuilles. A ce moment, on la coupa avec un scalpel flambé après avoir eu soin de passer dans la flamme d'une lampe à alcool la partie de l'écorce où devait se faire la section. La plaie était elle-même soumise avec rapidité au même traitement, et aussitôt la tige était recourbée dans un large tube à essai muni d'un tampon d'ouate. Ce tube avait, au préalable, reçu 10 centimètres cubes d'un liquide nutritif et avait été stérilisé.

Des onze tubes employés, quatre renfermaient du bouillon de veau légèrement alcalin; quatre du liquide de touraillons neutre; dans les trois derniers, j'avais introduit le même liquide, mais après l'avoir légèrement acidulé avec l'acide tartrique. Le bouillon de veau et le liquide de touraillons conviennent admirablement au développement des bactéries vulgaires.

Au bout de vingt-quatre heures, il y avait dans chaque tube 5 à 10 centimètres de sève qui s'était mélangée avec le liquide stérilisé. Les tiges furent retirées avec précaution et les tubes placés à la température de 30°. Une semaine plus tard, un seul présentait des bactéries dans le liquide nutritif dilué par la sève. C'étaient de petits bacilles dont les germes provenaient assurément de l'air et avaient pénétré dans le tube au moment de l'expérience. Ceux qui sont habitués aux recherches microbiques se rendront facilement compte de la difficulté de se mettre complètement à l'abri des germes aériens dans des expériences aussi délicates.

On peut donc admettre que les microbes du sol ne cheminent pas dans les vaisseaux de la Vigne, et tout nous porte à supposer qu'il en est de même chez toutes les plantes vasculaires. Il n'en est pas ainsi lorsqu'une plante n'est plus à l'état sain, qu'elle a été tuée pour une cause quelconque (maladie, froid, etc.). Souvent alors, l'intérieur des vaisseaux se remplit de matière gommeuse dans laquelle se développent de nombreuses colonies de bactéries saprophytes. On en rencontre de fréquents exemples chez les plantes cultivées dans les terrains trop humides ou épuisés par une culture mal entendue. Wakker (¹) a signalé des bacilles qui envahissent les plantes bulbeuses par la voie des vaisseaux. Le plus souvent, la contamination des tissus ne se fait pas par les vaisseaux, mais par le parenchyme lui-même. Les microbes se développent de proche en proche dans les masses charnues des tubercules et finissent par en amener la désorganisation. C'est ainsi qu'il faut expliquer un fait auquel Béchamp (²) avait autrefois attribué une assez grande importance, et dont la véritable interprétation n'a, que je sache, pas encore été donnée.

Il s'agissait de pieds d'*Echinocactus* et d'*Opuntia* qui avaient été gelés. Peu de temps après, leur tissu cellulaire était rempli de bactéries que Béchamp supposait provenir de la transformation de microzymas, c'est-à-dire des granulations protoplasmiques. Leur origine est beaucoup moins extraordinaire.

Pendant l'hiver de l'année 1887, des *Echinocactus* que j'avais laissés geler à dessein, ont subi le même sort que les pieds observés par Béchamp. Mais une section longitudinale des plantes gelées montrait que le tissu cellulaire avait été entamé de proche en proche par des bactéries originaires du sol. Elles appartenaient à une espèce très répandue dans la terre, assez analogue à ce qui a été décrit sous le nom de *Bacterium termo* et qui à la longue digère les membranes cellulaires.

Le fait que je viens de rapporter donne la mesure de la valeur qu'il faut accorder à la fameuse théorie des microzymas de

---

(¹) *Archives néerlandaises des sciences exactes et naturelles*, t. XXIII, p. 6, 1888.

(²) *Les microzymas*. Paris, 1883, p. 141.

Béchamp. Elle est le résultat d'une vive imagination dépourvue du moindre contrôle expérimental. Les opinions de A. Wigand sur le même sujet ne méritent pas plus de crédit. De Bary (1) l'a prouvé lorsqu'il a montré que les prétendues bactéries du *Trianea bogotensis* et du *Galeobdolon luteum* ne sont que des cristaux d'oxalate de chaux !

---

(1) *Les Bactéries*. Paris, 1886, p. 85.

SUR

LE MICROBE DES NODOSITÉS

DES LÉGUMINEUSES

PAR

É. LAURENT (1) (2).

Malgré les nombreux travaux consacrés à l'étude des nodosités des racines de Légumineuses, on est encore bien peu renseigné sur les causes qui président à leur formation. Les organismes qu'on y rencontre ont été tour à tour considérés comme des êtres parasites, rangés parmi les Myxomycètes, les Bactéries ou les Champignons filamenteux; d'autres botanistes leur ont refusé toute autonomie.

Il est pourtant facile de s'assurer, en cultivant des Pois à l'abri de tout germe étranger, que les racines de Légumineuses ne donnent pas spontanément de tubercules; l'intervention d'un germe est nécessaire, soit qu'il provienne d'une nodosité ou d'une terre qui a porté des Légumineuses.

On peut aussi (et de nombreux savants l'avaient fait avant moi) faire des inoculations de racine à racine. Sur des Pois nains, cultivés sur une solution nutritive privée d'azote combiné, j'ai toujours vu ces inoculations réussir quand je prenais la semence dans des tubercules par trop âgés. Les premières nodosités apparaissaient huit ou dix jours après la piqûre sous-épidermique de la racine à infecter. Le succès est moins constant quand la semence est prélevée sur la plante vers l'époque de la formation des graines.

---

(1) Cette note a paru dans les *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, le 17 novembre 1890.

(2) Travail du laboratoire de microbiologie de la Sorbonne, à l'Institut Pasteur.

J'ai ainsi réussi à inoculer au Pois les nodosités de plus de trente espèces de Légumineuses appartenant à des genres très différents. Le nombre, les dimensions des nodosités, ainsi que l'aspect des microbes qu'on y trouve, varient pourtant avec la nature des espèces auxquelles on a emprunté la semence.

Il y avait un pas de plus à faire pour assurer à ces microbes l'autonomie qu'on leur a contestée : c'était de les cultiver dans des cultures pures, en dehors des tissus. Divers savants assurent y avoir réussi; mais les affirmations de plusieurs d'entre eux me semblent contestables, car ils donnent comme mobiles les êtres rencontrés dans leurs cultures. Or les bactéroïdes des nodosités, comme ceux de mes cultures, n'ont jamais que le mouvement brownien.

De mon côté, j'ai obtenu des cultures florissantes en ensemençant, à l'abri de tout germe étranger, un peu de la substance d'une nodosité sur des bouillons, gélatinisés ou non, de Pois et de Lupin. Dans les milieux liquides, un dépôt visqueux se forme au fond des matras de culture, et l'on y retrouve, au microscope, les formes en Y, en T, et même les formes les plus compliquées des bactéroïdes observés dans les nodosités. Ces liquides de culture, inoculés dans la racine de jeunes Pois, y déterminent la formation de nodosités.

Il n'est même pas nécessaire d'avoir recours à des sucs végétaux; on peut cultiver le microbe des nodosités dans de l'eau pure, à laquelle on a ajouté un millième de phosphate de potassium, un dix-millième de sulfate de magnésium et cinq ou dix millièmes de saccharose bien pure. Dans ce mélange, dans lequel on n'a pas mis d'azote, les bactéroïdes donnent, après quatre ou cinq jours à 24°, une membrane visqueuse collée au fond du vase de culture. La saccharose peut être remplacée par la maltose, la lactose, la dextrine, la mannite ou la glycérine.

Dans ces milieux privés d'azote, les Bactéries banales, cultivées comparativement, poussent peu ou mal. Le microbe des nodosités donne, au contraire, un dépôt assez notable. Il semble donc qu'il ait la propriété d'assimiler l'azote libre. Mais c'est là un point sur lequel je me réserve de revenir.

Ces êtres sont donc bien réellement autonomes. Dès lors, à quelle place faut-il les mettre? Beaucoup de savants en ont fait des Bactéries, en se fondant sur leur aspect dans les nodosités adultes. On les voit sous forme de corpuscules bactériformes rectilignes, courbés, quelquefois en Y ou en T, quelquefois à ramifications plus compliquées.

Lorsqu'on examine au microscope des tubercules en voie de croissance, surtout si l'on plonge les coupes dans une solution assez étendue de violet dahlia, on découvre toujours des filaments très irréguliers, traversant la région centrale du tissu cellulaire. Je les ai même observés dans les nodosités des Lupins et du Haricot d'Espagne, contrairement aux assertions de plusieurs botanistes. Cà et là, ces filaments donnent des renflements sessiles, ou situés au sommet de petits rameaux latéraux. A la surface de ces renflements apparaissent des ramuscules très courts qui leur donnent l'aspect d'une mûre. J'ai ainsi observé chez le *Lathyrus sativus*, le *Galega officinalis* et chez le Pois, la production de ces bactéroïdes sur les renflements mamelonnés des filaments et parfois le long des rameaux. Ces corpuscules ne tardent pas à se détacher et continuent à vivre dans la masse protoplasmique environnante. Au lieu de se multiplier par division transversale, comme les Bactéries, les bactéroïdes se ramifient par une sorte de bourgeonnement dichotomique qui aboutit à la production des formes en Y et en T si caractéristiques. Les bourgeons ainsi produits se séparent à la façon des cellules de levures. Ce mode de ramification et de reproduction rappelle celui que Metchnikoff (¹) a signalé chez le *Pasteuria ramosa*, parasite des Daphnies. Ce microbe et les organismes des nodosités légumineuses me paraissent devoir constituer un groupe distinct, intermédiaire entre les Bactéries et les champignons filamenteux inférieurs, et qu'on pourrait appeler *Pasteuriacées*.

(¹) *Annales de l'Institut Pasteur*, t. II, p. 165, 1888.

RECHERCHES

SUR

LES NODOSITÉS RADICALES

DES LÉGUMINEUSES (¹)

PAR

É. LAURENT (²)

Bien peu de questions de physiologie végétale ont été l'objet d'autant de controverses que celle de l'origine de l'azote des Légumineuses. Depuis deux mille ans, ces plantes sont considérées, à bon droit, par les agriculteurs, comme *améliorantes*, c'est-à-dire qu'elles semblent rendre le sol plus fertile lorsqu'elles l'ont occupé pendant un certain temps. Cette propriété, qui implique l'assimilation par ces plantes de l'azote libre de l'atmosphère, a paru longtemps paradoxale aux chimistes et aux physiologistes. Elle n'a commencé à entrer dans la Science que lorsque Hellriegel fit voir que *la végétation des Légumineuses, dans les sols privés d'azote, ne peut réussir complètement que si leurs racines sont pourvues de petits tubercules particuliers.*

Mais que sont ces tubercules, et à quelle cause sont-ils dus? On

---

(¹) Les points principaux exposés dans ce travail ont été présentés dans une note préliminaire à l'Académie des sciences de Paris, à la séance du 17 novembre 1890.

(²) Ce travail a paru dans les *Annales de l'Institut Pasteur*, t. V, p. 105, 1891.

les connaît depuis longtemps, et les botanistes du XVII^e siècle les mentionnent ; on les a pris tantôt pour des productions physiologiques, tantôt comme le résultat de l'intervention des microbes (¹). Quelques détails sur leur structure ne seront pas inutiles pour bien comprendre leur genèse et leur étiologie.

I

LES NODOSITÉS.

Les nodosités radicales ont été observées sur la plupart des Légumineuses, et sont si régulièrement présentes en particulier chez les Papilionacées, que certains botanistes les ont considérées comme un caractère de famille. Très communes dans les genres Trèfle, Pois, Fève, Lupin, elles sont beaucoup plus rares chez les Genêts, les Astragales, et surtout la Pistache de terre (*Arachis hypogœa*). Elles ne sont du reste pas toujours également abondantes dans la même espèce : certains sols, en général les moins fertiles, sont plus favorables que d'autres à l'apparition des tubercules.

Des formations analogues, souvent plus volumineuses, se rencontrent sur les racines des Aulnes et des *Elæagnus*. En dehors de ces deux genres, on ne connaît de nodosités radicales, comparables à celles des Légumineuses, sur aucun autre végétal à l'état normal.

La forme de ces tubercules peut différer beaucoup dans des espèces voisines, mais elle est assez constante dans la même espèce. Tantôt les tubercules sont simples et sphériques (Haricot), ovoïdes ou elliptiques (Trèfle, Gesse), tantôt ils présentent des ramifications plus ou moins nombreuses nées à la suite de dichotomies successives (Vesce, Luzerne). Les Lupins, surtout le Lupin jaune,

---

(¹) Sous le nom de microbes, je comprends l'ensemble des organismes inférieurs.

ne sont pas pourvus de nodosités abondantes; souvent, au voisinage du collet, il se forme une masse volumineuse, d'abord latérale, mais qui, plus tard, enveloppe toute la périphérie.

A première vue, les tubercules radicaux ne semblent pas obéir aux règles qui président à l'apparition des racines nouvelles sur les axes radicaux. Il n'en est rien cependant et, comme l'ont démontré Van Tieghem et Doulliot (1), la position occupée par les nodosités se trouve en relation constante avec le système libéro-ligneux ou fibro-vasculaire de la racine.

Une couche cellulaire spéciale, le péricycle ou péricambium, donne naissance aux tubercules de même qu'aux radicelles des Légumineuses. Elle se trouve à la périphérie du cylindre central, et confine donc à l'assise cellulaire la plus interne du système cortical. Cette assise, appelée endoderme, et parfois aussi les assises corticales les plus internes, agrandissent et cloisonnent leurs cellules autour des endroits où des formations latérales vont se produire: elles constituent la poche digestive, chargée de digérer le reste de l'écorce.

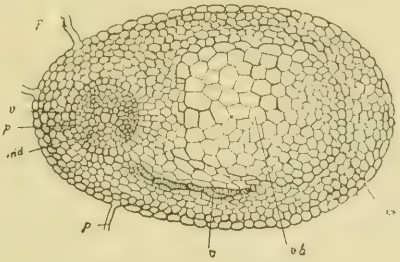


Fig. 1. — Gr. 50.

p, poils radicaux; *v*, vaisseaux; *pb*, parenchyme à bactéroïdes; *m*, méristème; *p*, péricycle; *end*, endoderme.

A l'état adulte, un tubercule présente toujours deux catégories de cellules nettement distinctes. Les unes occupent la portion centrale; elles sont relativement très grandes, et, de prime abord, semblent remplies d'un contenu dense et fortement granuleux. Autour d'elles, des couches cellulaires plus ou moins nombreuses constituent l'écorce; leurs cellules sont plus petites et hyalines. Au milieu de celles-ci existent des cordons libéro-ligneux en relation avec un ou plusieurs faisceaux correspondants de la racine. Dans la grande majorité des cas, on découvre sur une coupe transversale un nombre variable de faisceaux libéro-ligneux disposés en cercle autour des grandes cellules centrales. Des coupes longitudinales permettent de constater que ces faisceaux partent de l'axe radical, ordinairement en un tronc unique qui se bifurque plusieurs fois, et dont les branches divergent vers la périphérie. Chaque cordon comprend, au moins sur une portion de son parcours, une région ligneuse et une région libérienne.

---

(1) *Bulletin de la Société botanique de France*, t. XXXV, p. 105, 1888.

Lorsque la nodosité est très jeune, elle porte encore des poils radicaux; mais ils disparaissent par la suite. En même temps, elle prend une teinte brune, et ses cellules les plus externes se subérisent, au moins dans la portion parvenue à l'état adulte. Parfois aussi les tubercules deviennent rougeâtres : c'est le tissu central qui prend cette coloration.

Les cellules les plus extérieures de l'écorce sont souvent l'objet d'exfoliations partielles; leur surface prend alors un aspect assez irrégulier, qui rappelle celui de certaines pilorhizes.

Reprenons l'examen du tissu à grandes cellules qui occupe la région centrale des nodosités. Il se distingue très nettement des cellules hyalines environnantes; çà et là des éléments ont conservé leur aspect ordinaire, ce qui annonce déjà que la transformation n'est pas due à une cause générale, mais est provoquée par un agent particulier localisé à certains endroits.

Un grossissement suffisant met en évidence, tout au moins dans les cellules situées vers la base de la nodosité, des éléments bactériformes extrêmement abondants. Parfois ils paraissent mobiles; mais ce n'est pas autre chose que l'effet du mouvement brownien, car les mouvements persistent dans les solutions iodées et d'autres liquides toxiques.

Des fragments de tubercule écrasés sur une lame, et examinés au microscope, permettent d'observer les aspects très variés des petits corps bactériformes, que je désignerai sous le nom de *bactéroïdes,* à l'exemple de Brunchorst. Ils ont environ 1 μ de diamètre transversal, mais il y en a de plus gros et de plus minces. Les uns rappellent à s'y méprendre l'aspect des bacilles les plus communs, avec cette différence que leurs contours sont moins réguliers (Haricot, Cytise, Lupin). D'autres sont ramifiés et simulent soit la lettre Y ou bien la lettre T (Pois, Vesce); il y en a parmi ceux-ci qui ont des formes plus irrégulières encore par suite de ramifications dichotomiques.

Ainsi que l'ont fait remarquer Franck et Beyerinck, la forme des bactéroïdes est assez constante chez une même espèce, ou, tout au moins, il existe pour chacune une forme dominante. Cette règle n'est cependant pas absolue, et je signalerai plus loin une cause assez intéressante de variations.

Sous l'influence des réactifs, les bactéroïdes se comportent comme les Bactéries banales : ils se colorent en jaune par l'iode, absorbent avec la plus grande facilité des couleurs d'aniline, particulièrement la fuchsine et le violet de méthyle, ainsi que l'hématoxyline. Au chapitre III, j'aurai l'occasion de discuter la nature des bactéroïdes.

Ce sont ces corpuscules qui attirent le plus l'attention de ceux qui observent pour la première fois des nodosités au microscope. Il y a cependant d'autres éléments non moins intéressants dans le tissu à bactéroïdes. Les cellules qui constituent ce tissu ne sont pas semblables dans une nodosité en voie de croissance. Nous venons de voir que les plus anciennes sont bourrées de bactéroïdes; à côté de celles-là, il y en a qui sont creusées de plusieurs vacuoles ou d'une grande vacuole centrale entourée d'une couche protoplasmique relativement épaisse; on y distingue un noyau volumineux avec nucléole apparent; enfin les cellules les plus jeunes, voisines du tissu générateur ou méristème, se trouvent vers le sommet du tubercule. Ce méristème reste actif pendant un temps assez long, de sorte que sur une coupe longitudinale de nodosité, perpendiculaire à la racine mère, on distingue le plus souvent des cellules à bactéroïdes aux différents états de développement.

Une telle coupe, traitée par une solution iodée, présente la coloration bleue caractéristique de l'amidon, tout au moins dans une partie du tissu central. Au microscope, on reconnaît la présence de grains d'amidon dans la plupart des cellules à bactéroïdes, et aussi dans celles qui, arrivées à leur taille adulte, n'en contiennent pas encore. Généralement, une assise ou deux des cellules internes de l'écorce renferment également de l'amidon. Cet amidon n'est que transitoire, et un rôle important lui est réservé dans la physiologie du tubercule.

Dans les cellules les plus jeunes du parenchyme à bactéroïdes traité par l'iode, un examen microscopique très attentif permet d'observer des filaments protoplasmiques non cloisonnés, assez irréguliers, qui traversent les membranes cellulaires et se renflent çà et là en masses ovoïdes ou sphériques, sessiles ou pédicellées, isolées ou réunies par deux ou trois sur un même support. Découverts d'abord par Prillieux (¹) et par Frank (²), ces filaments ont été l'objet d'observations très soignées de la part de Vuillemin (³) et surtout de Marshall Ward (⁴), qui les vit pénétrer dans les racines par les poils radicaux. Il est difficile de comprendre l'opinion de Beyerinck (⁵), qui, s'attachant surtout à l'étude biologique des bactéroïdes, fut porté à considérer les filaments muqueux comme les restes des tonnelets nucléaires. Tschirch (⁶) avait, quelque temps auparavant, adopté une opinion analogue.

Kny (⁷) et Prillieux considéraient ces productions comme semblables à celles que donnent certains Myxomycètes, entre autres le *Plasmodiophora Brassicæ*, qui cause la hernie des racines de plusieurs Crucifères.

(¹) *Bulletin de la Société botanique de France*, t. XXVI, p. 98, 1879.

(²) *Botan. Zeitung*, p. 377, 1879.

(³) *Annales de la Science agronomique*, 5ᵉ année, t. II, p. 121, 1888.

(⁴) *Philosoph. Transactions of the Roy. Society of London*, B, vol. CLXXVIII, p. 539, 1887, et *Proceedings of the Roy. Society*, vol XLVI, p. 431, 1889.

(⁵) *Botan. Zeitung*, nᵒˢ 46 à 50, 1888.

(⁶) *Berichte d. deutsch. botan. Gesellsch.*, t. V, 1887.

(⁷) *Botan. Zeitschrift*, p. 57, 1879.

Prazmowski (1) voit dans les filaments intracellulaires des formations protoplasmiques appartenant au microbe des tubercules, et dans lesquelles des Bactéries spécifiques naissent et se multiplient avant de se transformer en bactéroïdes. Les cordons protoplasmiques seraient donc des sortes de zooglées.

Récemment, Frank (2) a émis une opinion entièrement différente : la légumineuse produirait les filaments, dans le protoplasme desquels les bactéroïdes prendraient naissance sous l'influence de *Micrococcus* particuliers.

Dès 1874, Eriksson (3) avait identifié les filaments dont il vient d'être question à un véritable mycélium pourvu d'une membrane cellulosique propre. L'existence d'une telle membrane a été de nouveau affirmée par Vuillemin (4), Pichi (5) et plus récemment par A. Koch (6). Ces savants ont pu la découvrir après avoir traité des coupes par l'hypochlorite de soude ou l'eau de Javel, et ensuite par le chlorure de zinc iodé.

Cependant, la présence d'une enveloppe cellulosique ne termine pas toute discussion sur la nature du microbe des nodosités. Plus d'un point important relatif à la morphologie de cet organisme est resté jusqu'ici des plus controversés.

Dans l'étude des nodosités et des êtres vivants qui les habitent, il importe de renoncer aux moyens employés d'habitude pour les travaux histologiques. Ainsi l'immersion dans l'alcool donne de mauvais résultats ; les filaments deviennent alors très difficiles à distinguer au milieu du contenu cellulaire coagulé. Mieux vaut ne les étudier que sur des coupes fraîchement préparées. L'iode suffit pour les rendre plus apparents ; ce réactif les colore en jaune. Les couleurs d'aniline ordinairement employées ne conviennent guère, parce qu'elles n'ont d'action que sur le protoplasme mort. Il en est tout autrement du violet dahlia, cet excellent réactif que Certes a fait connaître comme capable de colorer les protoplasmes vivants.

---

(1) *Botan. Centralbl.*, t. XXXVI, 1888, et *Die Wurzelknöllchen der Erbse* (Landwirtsch. Versuchs-Stationen, t. XXXVII, p. 161, 1890.)

(2) *Berichte d. deutsch. botan. Gesellsch.*, t. VII, p. 332, 1889, et *Ueber die Pilzsymbiose der Leguminosen.* (Landwirthsch. Jahrbüchern, 1890.)

(3) *Studier öfver Leguminernas rotknölar.* Lund, 1874.

(4) *Loc. cit.*, p. 189.

(5) *Atti d. Societa Toscana d. scienze natur.*, 1888.

(6) *Botan. Zeitung*, p. 607, 1890.

Des coupes très minces de nodosités de Pois, de Fève, de Gesse cultivée, etc., etc., plongées pendant quelques minutes dans une solution aqueuse de violet dahlia, m'ont donné d'excellents résultats. Dans toutes les cellules du parenchyme à bactéroïdes, l'existence des filaments muqueux est alors des plus nettes. Ils traversent les cellules, et présentent le plus souvent un épaississement local au niveau des cloisons cellulosiques qu'ils traversent. Pour Frank, cette particularité, de même que la forme amincie et pointue de certains rameaux, s'expliquait (1879) par l'étirement des filaments dans les cellules en voie de croissance. Certes, il y a une part de vérité dans cette interprétation; mais il est aussi vrai que les filaments protoplasmiques s'appliquent fréquemment contre les parois des cellules qu'ils traversent (voir pl. II, fig. 7 et 11). Grâce à la coloration par le violet, on les voit parfois se diviser en ramuscules très délicats qui se perdent dans le protoplasme environnant.

Un fait beaucoup plus important m'a été révélé par l'emploi du violet dahlia. Les productions arrondies que présentent les filaments ont été considérées dès 1879 comme des suçoirs par Frank. Pour Prazmowski, ce sont des sortes de sporanges où s'accumulent les Bactéries avant de se répandre dans les cellules extérieures.

Ni l'une ni l'autre de ces opinions n'est exacte. En effet, le violet dahlia employé en solutions aqueuses diluées donne, après quelques minutes, à la plupart des masses globuleuses, un aspect mamelonné, parfois hérissé, que l'on ne pourrait que très difficilement soupçonner en l'absence de coloration. Chacune présente un certain nombre de ramifications très courtes dont les stérigmates des *Aspergillus* nous donnent une idée assez exacte.

Cette observation, faite en premier lieu sur la Gesse cultivée et sur le Pois, fut vérifiée sur une assez grande quantité de Papilionacées. Toutes les espèces ne conviennent pas d'une manière égale;

ainsi chez la Fève, les petites aspérités en question sont peu apparentes, et l'organe qui les porte a plutôt l'aspect d'une mûre.

L'observation de ces rameaux hérissés de pointes très courtes et très délicates me fit tout de suite supposer que c'était sans doute là l'origine des bactéroïdes. Le pressentiment était des plus fondés. D'innombrables coupes furent faites avec soin dans des nodosités d'âge variable de Gesse cultivée et de Pois. Je finis par découvrir un certain nombre de renflements muqueux auxquels des bactéroïdes typiques étaient encore attachés. J'ai représenté, planche II, plusieurs de mes observations.

Ce n'est pas tout. L'existence de ces stérigmates à bactéroïdes me fit observer avec plus d'attention certaines aspérités que j'avais remarquées le long des filaments muqueux; elles sont souvent groupées en petit nombre vers l'extrémité amincie de certains de ces filaments. Bientôt, j'acquis encore la conviction que ces petites pointes latérales se continuent parfois en filaments très minces qui se perdent dans le protoplasme cellulaire; je les ai vues aussi en continuité évidente avec des bactéroïdes; d'autres se terminent brusquement à peu de distance de leur insertion, ce qui permet de supposer que leurs productions spéciales ne s'étaient pas encore formées ou venaient de s'en détacher.

Voici encore un détail qui confirme la production des bactéroïdes par les filaments protoplasmiques : dans l'examen des préparations, il m'est arrivé de rencontrer des cellules laissées intactes par le rasoir et dans lesquelles un petit nombre de bactéroïdes environnaient les renflements muqueux.

Ce n'est pas une opinion nouvelle que de considérer les bactéroïdes comme des productions bourgeonnantes des filaments observés dans les nodosités. L'idée fut d'abord émise par Kny (*loc. cit.*), puis par Frank (*loc. cit.*), qui l'abandonna depuis pour une opinion toute différente. Marshall Ward l'a reprise sans l'affirmer d'une manière catégorique : les bactéroïdes semblent, dit-il, naître des hyphes par bourgeonnement (*loc. cit.* p. 547).

Les observations du botaniste anglais devaient rencontrer peu de crédit. On révoquait même en doute l'autonomie biologique de ces corpuscules.

Comme je l'ai exposé plus haut, il est très facile, à l'aide du violet dahlia, d'observer les filaments du microbe des nodosités. Le moment est venu de faire une remarque qui n'est pas sans intérêt. Dans les nodosités des Lupins et du Haricot commun, l'existence des hyphes a été niée par maints observateurs. Ils étaient de bonne foi, mais la prudence ne permettait pas de conclure avec autant de précipitation. Brunchorst (¹) a également contesté la présence des hyphes chez le Haricot d'Espagne, la Podalyre, le *Desmodium canadense* et deux autres espèces peu connues.

Prazmowski (²) a signalé la présence de ces filaments dans les nodosités du *Lupinus perennis* et du *Phaseolus vulgaris.* J'ai fait la même constatation pour le *Lupinus luteus* et le *Phaseolus multiflorus* sur des coupes colorées par le violet dahlia (voyez pl. I, fig. 2, 3 et 4). Chez ces espèces, les filaments disparaissent de bonne heure et ne laissent d'autre trace que de rares amas protoplasmiques de forme très irrégulière. Cette destruction plus ou moins complète des hyphes est assez générale et se fait quelque temps après la production des bactéroïdes. Dans l'intervalle, les noyaux des cellules à bactéroïdes se désorganisent, comme le prouve la diminution du pouvoir chromatique dans les tissus adultes.

Je reviendrai de nouveau sur le cas des Lupins dans le chapitre suivant, et je démontrerai par une voie différente la parenté qui existe entre les organismes des tubercules des Lupins et ceux des autres Légumineuses.

II

DÉVELOPPEMENT DE NODOSITÉS A LA SUITE D'INOCULATIONS.

Ce fut Prillieux qui remarqua le premier que le développement des nodosités sur les racines de Légumineuses peut être provoqué par l'introduction, dans le milieu de culture, de racines

---

(¹) *Berichte d. deutsch., botan. Gesellsch.*, t. III, 1885.

(²) *Botan. Centralblatt*, t. XXXVI, p. 252.

pourvues de semblables organes. La même observation fut faite presque simultanément par Frank.

Déjà à cette époque, on pouvait pressentir la nature vivante de la cause qui produit les tubercules. Hellriegel et Wilfarth (¹) ont confirmé cette opinion par leurs nombreux essais de culture dans le sable, avec ou sans ensemencement de germes du microbe provenant soit des tubercules, soit d'une terre qui avait porté des Légumineuses.

D'autres essais d'inoculations ont ensuite été entrepris par Marshall Ward, Prazmowski, Beyerinck, Bréal (²), et par moi-même (³).

Pour ma part, j'ai fait, cette année, plusieurs centaines d'essais de culture avec la variété de Pois nain de Grâce ou Gonthier, dont la tige ne dépasse guère 30 centimètres de hauteur. Mes essais m'ont permis de faire quelques remarques que je crois utile de signaler.

En premier lieu, je me suis appliqué à démontrer rigoureusement que l'intervention d'un germe est nécessaire au développement des nodosités. C'est là une vérité que différents auteurs ont cru établir, sans toutefois apporter des preuves tout à fait concluantes, parce qu'ils n'opéraient pas dans des conditions de stérilité absolue.

Or, en pareille matière, on a le droit de penser que toutes les probabilités, si grandes qu'elles soient, n'équivalent pas à une certitude, et qu'il est besoin de preuves décisives. C'est dans l'intention de les donner que j'ai fait croître des Pois nains dans des conditions complètes de stérilité (⁴).

(¹) *Untersuchungen über die Stickstoffnahrung der Gramineen und Leguminösen.* Berlin, 1888.

(²) *Annales agronomiques,* t. XIV, p. 481, 1888, et t. XV, p. 529, 1889.

(³) *Bulletin de l'Académie royale de Belgique,* 3ᵉ série, t. XIX, p. 764, 1890.

(⁴) Dans le numéro du 26 décembre dernier de la *Botan. Zeitung,* Beyerinck a décrit un procédé différent de celui que j'ai adopté, pour cultiver des plantes à l'abri des microbes.

Les graines avaient été d'abord stérilisées par l'immersion, pendant quinze minutes, dans une solution à 1 °/oo de sublimé, contenue dans de larges tubes à essais; c'est dans ces tubes bien lavés à l'eau stérilisée que se fit la germination.

Le mélange nutritif que j'ai employé était composé de :

Eau distillée	1,000 c. c.
Sulfate de magnésium	0,5 gr.
— de potassium	0,5 —
— de calcium	0,5 —
— de fer	0,01 —
Phosphate tricalcique	0,5 —
Chlorure de sodium	0,5 —

Le mélange était renfermé dans des éprouvettes de 200 ou de 350 centimètres cubes, fermées par un bouchon plat coupé en deux moitiés. Entre celles-ci, dans une petite ouverture centrale, était fixée avec un peu d'ouate la partie inférieure de la tige.

Les bocaux des cultures stérilisées étaient fermés d'une façon hermétique au moyen de bouchons choisis avec le plus grand soin. Ils furent, après remplissage, chauffés à l'autoclave ; lorsqu'ils furent refroidis, j'introduisis avec précaution la radicule des plantules germées en tubes stériles entre les deux moitiés du bouchon ; enfin, du coton stérile entourait la radicule de manière à empêcher le passage des germes.

La graine se trouvait ainsi placée au-dessus du bouchon; afin d'éviter la dessiccation, le bocal fut placé pendant dix jours dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau.

Six Pois ainsi cultivés se sont développés d'une manière normale; les racines étaient plus longues, même plus ramifiées que celles des Pois inoculés et pourvus de nodosités. Quant aux tiges, elles avaient une douzaine de feuilles, qui sont devenues jaunâtres après l'épuisement des graines. Chaque tige a donné de deux à quatre fleurs, dont une seule a noué et a donné une graine plus petite que celle qui avait été semée. L'analyse de deux de ces plantes n'a indiqué qu'un enrichissement minime en azote.

Azote des deux graines	19 mgr.
— des plantes récoltées	20,5 mgr.

A la fin de la culture, j'ai vérifié la stérilité des mélanges nutritifs par des ensemencements sur milieux gélatinisés appropriés : cinq se sont montrés stériles; le sixième contenait du *Mucor racemosus*.

Si l'on compare les racines d'un Pois privées de nodosités avec celles d'un autre qui a été inoculé avec succès, on est toujours frappé de la ramification plus abondante des premières. La plante multiplie ses organes d'absorption comme si elle était prévenue de l'insuffisance de son alimentation. Telle est également la ramification de maintes espèces cultivées dans l'eau distillée et dans les sols stériles.

Nous sommes donc certains qu'un organisme particulier est indispensable à la production des nodosités. On a cru et dit que c'est une des Bactéries banales qui vivent et pullulent dans le sol. Il n'en est rien, comme je m'en suis assuré par l'inoculation, à des Pois maintenus jusque-là stériles, de plusieurs races de ces microbes, provenant du sol et de l'air et qui avaient été isolées avec le plus grand soin. Jamais la moindre nodosité ne s'est développée sur les racines soumises à ce traitement. C'est donc à tort que l'on a identifié les microbes des nodosités avec des Bactéries ubiquistes.

Je viens d'attirer l'attention sur l'allongement et la ramification plus touffue des racines des Pois qui ne sont pas infectés. Une différence non moins curieuse s'observe sur les pieds cultivés dans le mélange nutritif additionné de nitrate de sodium ou de sulfate d'ammoniaque à 1 °/₀₀. Les Pois souffrent dans ce dernier mélange, mais ils sont très prospères en présence de nitrate de sodium; leurs tiges sont vigoureuses et robustes; leurs feuilles larges et d'un vert foncé; les fleurs nouent parfaitement. Quant aux racines, elles sont ramifiées en proportion du développement foliaire, mais ne présentent qu'un très petit nombre de tubercules.

Des observations analogues avaient été faites depuis longtemps par de Vries (¹) sur le Trèfle rouge, et plus récemment par Schindler (²) et Vines (³). Ces auteurs avaient observé que beaucoup de Légumineuses, cultivées dans des sols riches en engrais azotés, ne portent presque pas, parfois même pas du tout

---

(¹) *Landwirth. Jahrbücher*, t. VI, 1877.

(²) *Botan. Centralblatt*, t. XVIII, 1886.

(³) *Annals of Botany*, vol. II, 1888-1889.

de nodosités radicales. Dans ce cas, ces plantes se conduisent comme si elles avaient conscience de l'inutilité de leur association avec le microbe des nodosités. Je reviendrai sur ce point au chapitre IV, et dirai comment je le comprends.

Il n'y a pas que les substances azotées qui fassent sentir leur influence sur la production des nodosités; celle-ci dépend encore des matières salines qui existent dans le milieu ambiant.

Pour mettre en lumière cette action des substances minérales, j'ai cultivé des Pois dans l'eau distillée et dans des solutions privées de soufre, de phosphore, de potassium, de calcium, de magnésium ou de fer; j'avais soin d'ajouter au liquide quelques nodosités écrasées pour en faire sortir le suc.

L'absence d'acide phosphorique, de chaux et de magnésie détermine une végétation rabougrie et supprime l'aptitude à produire des nodosités. Sans potasse et sans fer, les plantes poussent mieux, les racines sont ramifiées et assez vigoureuses, mais ne portent guère de tubercules. Pour ce qui est du soufre, ni la végétation des Pois ni le développement des nodosités ne paraissent se ressentir de son absence, sans doute parce que la graine renferme une quantité suffisante de cet élément. Il convient de remarquer à ce propos que les graines de Pois sont particulièrement pauvres en chaux et en magnésie, et beaucoup plus riches en potasse.

Dans l'eau distillée, les plantes se comportent beaucoup mieux que dans les solutions privées d'acide phosphorique, de chaux ou de magnésie; même leurs racines sont pourvues de quelques nodosités. C'est, du reste, un résultat qui est conforme à ce que l'on observe lorsqu'on fait des cultures aqueuses de Maïs ou d'Avoine comparativement dans l'eau distillée et dans des mélanges privés de chaux ou de potasse. Les plantes croissent mieux dans l'eau pure que dans ces derniers milieux. Il semble alors que certaines combinaisons salines, utiles dans le mélange nutritif complet, aient la propriété de nuire à l'utilisation des réserves de la graine.

L'influence si marquée des phosphates et des sels de calcium et de magnésium sur la croissance des Pois et leur aptitude à donner des nodosités mérite d'attirer l'attention, et n'est pas sans avoir une certaine importance pratique.

J'ai signalé plus haut la réussite constante des cultures de Pois inoculées avec le contenu des nodosités. Rien n'est plus facile que d'obtenir, à jour fixe, des pieds pourvus de nodosités radicales. Lorsque les essais ne doivent pas être faits dans des conditions de pureté absolue, il suffit de faire germer des graines de Pois nains, variété de Grâce, sur une toile à larges mailles tendue au-dessus d'un cristallisoir rempli d'eau et placé sous une cloche. Quand les radicules ont 5 à 8 centimètres de longueur, on les pique avec une pointe de verre ou même une aiguille ordinaire plongée, au préalable, dans une nodosité de Pois ou d'une autre Légumineuse. Lorsque le temps est favorable à la végétation, les premières nodosités apparaissent sur les racines environ dix jours après l'inoculation. Ces tubercules se trouvent dispersés sur les racines et non pas limités au voisinage des points d'infection. Cela n'a rien d'étonnant, car une partie des germes apportés par l'opération peuvent se mélanger au liquide de culture. Le microbe envahisseur peut aussi se propager de proche en proche dans l'intérieur des tissus, comme je l'établirai plus loin (IV).

Lorsqu'on se contente de déposer la semence dans le liquide sans blesser l'écorce des racines, il faut généralement deux à quatre jours de plus avant de voir apparaître les premières nodosités. Les microbes trouvent une porte d'entrée toute préparée dans les racines blessées, tandis qu'ils doivent pénétrer dans celles qui sont intactes.

Enfin, j'ai remarqué qu'un délai de quelques jours est nécessaire lorsqu'on remplace, dans les inoculations par piqûre, le contenu de nodosités par un peu de terre qui a porté des Légumineuses. Il semble que le microbe se trouve dans la terre à l'état de repos, et qu'il mette un certain temps avant de pouvoir entamer les racines de la plante hospitalière.

La semence nécessaire aux inoculations ne doit pas forcément être empruntée à l'espèce que l'on se propose d'infecter. Ainsi, j'ai inoculé avec succès des Pois nains avec des nodosités prises sur les espèces indiquées ci-dessous. Quelle que soit la nature de l'espèce qui a fourni la matière inoculée, il se développe toujours des nodosités; le nombre et les dimensions de celles-ci varient avec la nature des espèces auxquelles on a emprunté la semence.

Le tableau suivant résume les résultats de mes observations faites dans cet ordre d'idées. Je crois utile de faire remarquer que les nodosités servant aux inoculations étaient plongées pendant dix minutes dans une solution de sublimé à 1 °/₀₀; parfois elles étaient simplement lavées vivement au moyen d'un jet d'eau stérilisée lancée au point où j'allais percer la nodosité; il m'est aussi arrivé de stériliser cet endroit au moyen d'un objet en métal porté au rouge.

NATURE DES ESPÈCES qui ont fourni LA SUBSTANCE INOCULÉE AUX POIS.	REMARQUES faites SUR LES NODOSITÉS.
Acacia leptophylla	Nombreuses, de moyenne grosseur.
— *suaveolens*	» » »
Mimosa saligna.	» » »
Dolichos melanophthalmus	» » »
Haricot commun (*Phaseolus vulgaris*)	» et grosses.
Pois (*Pisum sativum*).	
Gesse cultivée (*Lathyrus sativus*) . .	» » »
— odorante (— *odoratus*) . .	» » »
— sans feuilles (*Lathyrus aphaca*) .	» » »
Fève (*Faba vulgaris*)	» » »
Lentille (*Ervum Lens*)	Rares et petites.
Baguenaudier (*Colutea arborescens*). .	Assez nombreuses et grosses.
Psoralea acaulis	Quelques-unes, grosses.
Lotus uliginosus.	Nombreuses et grosses.
— *Jacobæus*	» de moyenne grosseur.

NATURE DES ESPÈCES qui ont fourni LA SUBSTANCE INOCULÉE AUX POIS.	REMARQUES faites SUR LES NODOSITÉS.
Tetragonolobus purpureus	Nombreuses de moyenne grosseur
Securigera corallina	» » »
Trifolium incarnatum.	» et grosses.
— *pratense*.	» »
— *repens* (Trèfle blanc) . . .	Nombreuses et grosses.
— *elegans*	» et assez petites.
— *subterraneum*	Rares et petites.
Melilotus albus	Rares et grosses.
— *officinalis*.	» »
Limaçon (*Medicago scutellata*) . . .	Nombreuses et assez petites.
Lupuline (— *lupulina*) . . .	Rares et grosses.
Luzerne (— *sativa*)	» »
Medicago orbicularis	» »
— *maculata*.	» »
Genista sibirica	» »
— *spachiana*	» »
Lupinus luteus	» »
— *Cruiskshanksii*	» »
— *tricolor*	» »
— *elegans*.	» »
— *albus*	» »

Ces renseignements montrent que les espèces qui conviennent le mieux pour communiquer au Pois l'aptitude à produire des tubercules sont le Pois, la Fève, les Gesses, les Acacias, les Lotiers et certaines espèces de Trèfle. Par contre, les Mélilots, les *Medicago*, les Genêts et surtout les Lupins sont beaucoup moins favorables aux essais d'inoculations avec le Pois.

Les divers genres indiqués au tableau sont rangés selon leurs affinités botaniques. Après examen comparatif des résultats, on est porté à croire que le microbe des tubercules se propage mieux sur les racines d'une espèce de Légumineuse, lorsque celle-ci n'est pas trop différente de l'espèce qui a fourni la semence. Il ne convient cependant pas d'exagérer cette remarque, car le développement des nodosités dépend aussi de l'âge des tubercules inoculés aux racines à infecter.

Influence de l'âge des nodosités. — Dans les essais d'inoculations rapportés au tableau, la semence était toujours empruntée à des tubercules jeunes, en voie de croissance. Souvent même, ceux-ci étaient percés avec une pointe en verre à l'endroit où le parenchyme continue à se diviser; le microbe y est encore à l'état de vie très active. Il en est tout autrement lorsque la substance inoculée provient d'un tissu adulte, d'une nodosité qui cesse de s'accroître. Aussi, pour assurer le succès des inoculations, il importe de les pratiquer avec des tubercules récoltés sur des plantes dont la végétation n'est pas trop avancée. C'est Beyerinck qui signala le premier ce fait intéressant. Dès que les fleurs commencent à se former, la vitalité du microbe diminue sensiblement; il met plus de temps à se développer, à produire des tubercules, et en donne une quantité moindre. Plus tard, beaucoup d'inoculations restent stériles sur les racines du Pois. Le microbe trahit une sorte de malaise, et les germes qui restent dans le tissu des tubercules ne pourront évoluer qu'après avoir traversé une période de repos dans la terre.

Ces faits ont été vérifiés de nombreuses fois avec des nodosités de Pois et de Fève en boutons, en fleurs ou en fruits. Ils pourraient faire supposer que les racines des Légumineuses ne constituent pas l'habitat naturel du microbe des nodosités, et qu'il n'y peut vivre indéfiniment. Des observations analogues ont été faites pour la vie anaérobie de la Levure par Cochin. Une telle hypothèse ne serait pourtant pas justifiée, car le microbe des Légumineuses peut être propagé sur des Pois pendant plusieurs mois, lorsqu'on a soin d'employer des nodosités très jeunes pour les inoculations successives.

Formation de races chez le microbe des nodosités. — Non seulement la nature spécifique des plantes qui fournissent les nodosités inoculées retentit sur le nombre et les dimensions des tubercules chez le Pois, mais encore sur l'aspect des bactéroïdes. Comme Beyerinck l'a mis en évidence, l'aspect de ces corpuscules diffère sensiblement chez les diverses espèces de Légumineuses ; leur grosseur est assez variable, leur forme tantôt simple, tantôt plus ou moins ramifiée. Ces caractères sont assez constants chez la même espèce; les exceptions qui se rencontrent dans la nature s'expliquent sans difficulté de la manière suivante. Après avoir habité une espèce, le microbe s'en ressent dans sa descendance, tout au moins pendant une génération. Voici qui le prouve.

Un certain nombre de nodosités, dont il est question au tableau de l'avant-dernière page, furent broyées et examinées au microscope. Les bactéroïdes, quoique développés sur le Pois, offraient des différences assez sensibles pour un œil exercé. La figure 2 en donne une idée assez exacte.

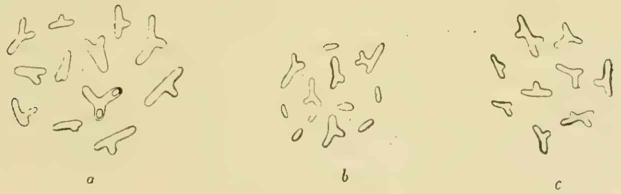


Fig. 2. — GR. 700.

a, Bactéroïdes de Pois inoculé avec nodosités de Haricot vulgaire.
b, Id. id. de Limaçon.
c, Id. id. d'*Acacia leptophylla.*

Il m'a paru exister une certaine analogie entre ces diverses formes de bactéroïdes et celles qui sont propres aux différentes espèces de Légumineuses. De nouvelles observations m'éclaireront définitivement sur ce point.

Quoi qu'il en soit, les différences entre les microbes observés dans les nodosités ne sont pas assez tranchées pour qu'il soit opportun d'y voir plus d'un type spécifique. La race propre aux Lupins ne réussit guère à s'implanter sur les racines des Pois. Elle se distingue, en outre, comme je l'ai dit plus haut, par la durée éphémère des filaments mycéliens et la prédominance des bactéroïdes. Cependant, inoculée sur le Pois, elle y produit des nodosités au milieu desquelles abondent des filaments très irréguliers et plus durables que dans les nodosités des Lupins. (Voir pl. I, fig. 5.)

Peut-être cette race pourrait-elle s'accoutumer à la longue sur le Pois et s'y développer d'une façon plus régulière. Je m'étais proposé d'examiner ce point par une série de cultures successives sur des Pois, mais l'hiver est venu les interrompre.

Dispersion du microbe dans la terre. — Toutes les terres ne renferment pas les germes du microbe des nodosités. C'est là un fait qui tend à prouver que ce n'est pas un organisme saprophyte et ubiquiste, qui vit passagèrement à l'état de symbiose dans les racines des plantes supérieures.

Déjà Hellriegel a démontré, surtout pour le Lupin jaune et aussi pour la Serradelle, que les terres qui n'ont pas porté de Légumineuses ne conviennent pas aux ensemencements faits en vue d'infecter les racines de ces végétaux. Pour les Lupins, on peut admettre que dans les terrains qui jusque-là en ont été privés, le développement des nodosités est tout à fait exceptionnel. Des centaines de pieds cultivés depuis deux ans dans le jardin de l'Institut Pasteur, où, sans doute, on n'a jamais cultivé de Lupins, ne m'ont présenté qu'une seule nodosité de très petite taille. A côté, des Fèves, des Pois, des Gesses et des Haricots avaient des racines plus ou moins riches en tubercules. Pour peu que l'on fasse attention lors de l'arrachage de Légumineuses cultivées côte à côte, on observe que les unes sont mieux pourvues que les autres de la même espèce. Et dans les sols pauvres en azote, tels que le sable, la vigueur de la croissance coïncide constamment avec l'abondance des nodosités sur les racines. C'est même cette remarque qui conduisit Hellriegel à sa célèbre découverte.

L'absence de tubercules sur les racines des Lupins cultivés à côté de Pois ou de Fèves qui sont pourvus de ces organes est encore une preuve de l'existence de races physiologiquement distinctes chez le microbe des nodosités. Tels germes répandus dans la terre cultivée envahissent les racines de maintes espèces et sont cependant incapables de vivre en symbiose avec les Lupins.

Dans les terres cultivées, les germes capables de se développer sur les racines des Pois, et vraisemblablement de la plupart des Légumineuses autres que les Lupins, ne sont pas répandus d'une manière uniforme. J'ai eu l'occasion de m'en assurer par des cultures en solutions aqueuses, dans lesquelles j'avais introduit un peu de terre recueillie dans des carrés du Jardin botanique de Bruxelles consacrés depuis soixante ans à la culture de plantes autres que les Légumineuses. Dans ces conditions, les Pois n'ont donné qu'un très petit nombre de nodosités, dont le vent avait sans doute apporté les germes à la surface du sol.

Tout nous fait donc supposer que les microbes fixateurs d'azote ne vivent pas à l'état autonome dans la terre, et que leurs germes n'y sont introduits que par la pourriture des nodosités. C'est là une vérité dont les agriculteurs devront se souvenir toutes les fois qu'ils ensemenceront des Légumineuses, surtout des Lupins, dans des champs qui jusque-là en avaient été privés.

III

NATURE DU MICROBE DES NODOSITÉS.

L'idée que les nodosités des Légumineuses résultent de l'intervention d'un microbe fut introduite dans la science par Woronin (¹) en 1866. Ce botaniste considérait les corpuscules bactériformes du parenchyme des tubercules comme de véritables Bactéries.

En 1874, Ericksson observe dans le tissu central de jeunes nodosités des filaments mycéliens intracellulaires, et il les voit même traverser l'écorce des jeunes racines.

Pour Kny et Prillieux, ces filaments sont de même nature que certains plasmodes de Myxomycètes, comparaison que motivait la difficulté d'observer la membrane propre des filaments mycéliens. Quant aux bactéroïdes, ce seraient des formations de ces prétendus plasmodes.

Quant à Frank, il supposait, dès 1879, que les bactéroïdes sont des bourgeons produits par les hyphes; il niait tout mouvement propre à ces corpuscules et donnait au Champignon le nom de *Schinzia leguminosarum*. Plus tard, le même botaniste a refusé le caractère d'organismes aux bactéroïdes et les a considérés comme des corps albuminoïdes formés dans le protoplasme des cellules des tubercules.

Cette opinion est due à Brunchorst (²), qui considérait aussi les filaments comme de nature mycélienne, mais sans aucune relation avec les corpuscules bactériformes.

Hellriegel reprend l'idée que les bactéroïdes sont réellement des Bactéries, mais il ne se fonde que sur leurs apparences. A la suite

---

(¹) *Annales des Sciences naturelles, Botanique,* t. VII, 1866.

(²) *Berichte d. deutsch. botan. Gesellsch.,* t. III, 1885.

des recherches du chimiste allemand sur la nutrition azotée des Légumineuses, beaucoup d'observateurs ont admis son avis sur la nature du microbe des nodosités.

Cependant Marshall Ward met en évidence les filaments mycéliens; il les voit pénétrer par les poils radicaux de la Fève dans le parenchyme des racines et en provoquer l'hypertrophie. Ward considère les bactéroïdes comme des bourgeons (gemmules) produits par les filaments mycéliens, sans toutefois indiquer ce fait comme démontré par des observations certaines.

La même année, Tschirch défend l'opinion de Brunchorst, et l'exagère même au point de nier la nature mycélienne des filaments intracellulaires; ils n'étaient, à son avis, autre chose que des débris protoplasmiques.

Bien que favorable à l'idée que les bactéroïdes ne sont pas des êtres vivants, Vuillemin étudie principalement les filaments mycéliens, qu'il attribue à une Chytridiacée.

C'est sans doute sous l'impression des travaux de Brunchorst et de Tschirch que Beyerinck considère les filaments du tissu des nodosités comme des cordons muqueux provenant de la division des noyaux. Il accorde la plus grande attention aux bactéroïdes, qu'il range parmi les Bactéries sous le nom de *Bacillus radicicola*. Le même savant en a obtenu les premières cultures pures sur des bouillons de Légumineuses gélatinisés et additionnés d'asparagine.

Au chapitre I^{er}, j'ai indiqué les opinions de Prazmowski et de Frank sur la nature des filaments et des bactéroïdes. Ce dernier assure (¹) que le Haricot commun, en sol stérilisé, donne des nodosités contenant des bactéroïdes. Je n'ai pu, pas plus que Prazmowski (²), vérifier cette assertion par des cultures de trois variétés de Haricots faites dans le sable chauffé à 120° et dans la solution nutritive stérilisée par le même procédé. Aucune précaution spéciale n'avait même été prise contre les germes que l'air pouvait

---

(¹) *Berichte der deutsch. bot. Gesellsch.*, t. VII, p. 336, 1889.

(²) *Die landwirtsch. Versuchs-Stationen*, t. XXXVIII, p. 59, 1890.

apporter. Néanmoins, je ne pus découvrir la plus petite nodosité sur les racines de douze Haricots ainsi cultivés.

Telles sont les opinions successivement émises depuis le travail de Woronin sur la nature du microbe des tubercules des Légumineuses. Il n'est pas sans intérêt de faire remarquer que dans cette question, comme dans tant d'autres, la vérité a été devinée ou entrevue, à plusieurs reprises, par différents observateurs : Kny, Frank (1879) et surtout Marshall Ward; celui-ci toucha presque du doigt la solution du problème.

Ainsi que je l'ai établi au chapitre Ier, le microbe des nodosités est constitué par des filaments qui traversent l'écorce des racines et qui, après une abondante ramification, produisent par bourgeonnement les bactéroïdes. Dans la suite de ce travail, je désignerai cet organisme sous le nom de *Rhizobium leguminosarum*, donné par Frank aux Bactéries qui, d'après lui, existent dans les tubercules. Inutile de dire que nous différons complètement sur les caractères morphologiques du *Rhizobium.*

Culture du Rhizobium. — Les contradictions signalées dans l'étude morphologique du microbe des tubercules se retrouvent dans les résultats des essais de culture entrepris par plusieurs expérimentateurs. Confiants dans l'aspect de cet organisme, quelques-uns ont cru avoir réussi à le cultiver avec une facilité sujette à caution. Je m'empresse d'affirmer que les essais si heureux tentés par Beyerinck et puis par Prazmowski sont à l'abri de tout reproche.

De même que dans toutes les recherches de microbiologie, il est dans l'étude du *Rhizobium* tout à fait nécessaire de recourir aux cultures d'une pureté absolue, afin d'écarter toute confusion possible avec les Bactéries banales.

Le meilleur critérium pour s'assurer de la pureté d'une culture du *Rhizobium* est d'en faire des inoculations à de jeunes Pois. Au chapitre II, j'ai déjà annoncé que les Bactéries banales ne peuvent déterminer la formation de tubercules sur les racines du Pois. Elles ne les empêchent pourtant pas, ainsi que j'ai eu l'occasion de m'en assurer au début de mes recherches, lorsqu'elles sont inoculées à l'état de mélange avec le *Rhizobium*. Mais les cultures pures sont d'un effet plus sûr, et voici comment j'ai réussi à en obtenir.

Sur les racines des Pois cultivés dans les solutions nutritives, j'ai coupé quelques fragments pourvus de nodosités pas trop avancées, mais contenant déjà des bactéroïdes. Je les ai plongés dans une solution de sublimé à 1 °/₀₀, et, après dix minutes, lavés à trois reprises avec de l'eau stérilisée à 120°. Les fragments de racines avec leurs tubercules ont ensuite été broyés avec un agitateur préalablement flambé; quelques gouttes du mélange aspirées avec un tube capillaire ont été introduites dans les milieux de culture.

Ce procédé m'a paru meilleur que celui que j'avais suivi d'abord, et qui consistait à percer les nodosités stérilisées avec un tube capillaire; souvent, des microbes étrangers pénètrent dans les cultures pendant les manipulations. Un avantage plus important encore, c'est que le broyage permet de mélanger les bactéroïdes d'âges différents, et dont l'aptitude au développement est fort inégale.

Quant au milieu de culture, je me servais de prime abord de bouillon de Pois gélatinisé et additionné d'asparagine, d'après les indications de Beyerinck. Mais cette substance amidée ne s'est pas montrée bien nécessaire, ni même avantageuse dans des cultures comparatives.

Sur bouillon de Pois gélatinisé, le développement des colonies est assez inégal. On voit côte à côte, et à la surface de la gélatine nutritive, des colonies très petites formées de cellules peu nombreuses, tandis que d'autres atteignent un diamètre de près d'un millimètre. Cette différence tient sans aucun doute à l'état physiologique des bactéroïdes au moment de l'ensemencement. Les plus petites colonies sont arrondies, les plus grandes m'ont présenté plusieurs fois des contours sinueux qui rappellent les colonies de la forme-levure de *Cladosporium*, que j'ai figurées naguère dans les *Annales de l'Institut Pasteur* (t. II, p. 584; voir pl. II, fig. 12).

Ces formes de développement sont très rares; je me suis assuré qu'elles étaient bien dues au *Rhizobium*, par le procédé des inoculations au Pois, et en y constatant la présence des formes ramifiées des bactéroïdes.

Prazmowski indique une membrane très mince qui enveloppe les jeunes colonies. Au moment de mes recherches, mon attention n'a pas été attirée sur ce point. Ce qui m'a frappé, c'est l'extrême viscosité des colonies les plus vigoureuses. Elle est due à une substance glaireuse qui environne les éléments cellulaires, et qu'un examen superficiel pourrait faire considérer comme de nature protoplasmique. Elle absorbe avec énergie le violet dahlia, se colore en jaune par l'iode, et ne présente pas la réaction de la cellulose avec ce réactif et l'acide sulfurique.

Dans une note récente (¹), Prillieux a cherché à établir une analogie entre le dépôt visqueux dans lequel sont plongés les bactéroïdes cultivés et le plasmode qu'il décrivit autrefois dans les tubercules. Cette opinion me paraît difficilement acceptable ; tout fait supposer que la matière qui rend le liquide filant est l'une de ces nombreuses substances visqueuses si répandues dans le monde des microbes.

Nous la retrouverons, d'ailleurs, dans les cultures liquides auxquelles le microbe communique la viscosité.

Les colonies du *Rhizobium* sur gélatine sont blanchâtres et leur surface semble glacée ; on peut assez facilement les reconnaître dans un mélange de Bactéries banales lorsqu'on a une grande habitude de la culture de ces organismes.

En tube de gélatine, ensemencée par piqûre, les bactéroïdes donnent une trace peu marquée qui diminue avec la profondeur.

Dans les bouillons de Pois non gélatinisés, un dépôt visqueux se forme au fond des matras de culture, et on y retrouve, au microscope, les formes en Y, en T, et même les formes les plus compliquées des bactéroïdes observées dans les nodosités. De même que sur gélatine, le diamètre de ces corpuscules est un peu plus petit que dans les nodosités, leurs formes sont moins souvent ramifiées, et il y a prédominance des états de bactérium et de bacille.

(¹) *Comptes rendus*, t. CXI, p. 926.

Mes cultures ne m'ont jamais offert que des organismes dépourvus de tout mouvement propre. Je n'ai pas eu l'occasion d'observer les bâtonnets mobiles d'un très petit diamètre (0.2 μ environ) signalés par Beyerinck (¹) et Prazmowski (²). La petitesse de ces éléments m'a probablement empêché de les distinguer.

Avant de continuer l'exposé des propriétés physiologiques du *Rhizobium*, le moment est venu de discuter la place à lui accorder dans la classification.

Le Rhizobium n'est pas une Bactérie proprement dite. L'idée de considérer le microbe des nodosités comme une Bactérie s'imposait naturellement à l'esprit des premiers naturalistes qui observèrent les bactéroïdes. On n'en connaissait ni l'origine ni le mode de reproduction, et l'on ne pouvait présumer que la similitude n'était qu'apparente. Aujourd'hui nous savons que les bactéroïdes naissent par bourgeonnement des filaments mycéliens, et que c'est encore par le même procédé qu'a lieu leur reproduction. Chez les Bactéries typiques, celle-ci se fait par division transversale.

Le bourgeonnement des bactéroïdes suffirait à leur assurer une certaine parenté avec les champignons inférieurs du groupe des Levures et des formes-levures. Ce rapprochement s'impose si l'on tient compte de l'existence constante dans les nodosités des filaments mycéliens. Longtemps, on n'en avait pas vu les membranes cellulosiques; mais ce caractère est devenu tout à fait certain à la suite des observations faites par Vuillemin, Pichi, et plus récemment par Koch.

Il faut donc abandonner la parenté du *Rhizobium* et des Myxomycètes.

Tout un groupe de Champignons filamenteux présentent avec cet organisme plusieurs caractères communs. Ce sont les Ustilaginées, parasites également entophytes, dont plusieurs pénètrent par les racines dans les végétaux supérieurs; presque toutes,

---

(¹) *Loc. cit.*, p. 758.

(²) *Loc. cit.*, t. XXXVII, p. 202.

comme l'a montré Brefeld, produisent des formes-levures; d'autre part, la formation des spores chez ces Champignons n'est pas sans analogie avec celle des kystes arrondis qui persistent après la décomposition des nodosités.

L'affinité du *Rhizobium* et des Ustilaginées a été signalée déjà par Marshall Ward (*loc. cit.*, p. 549). Et c'est, à mon avis, une opinion tout à fait justifiée.

Assurément, les Ustilaginées sont, avec les Hyphomycètes, les Champignons à thalle cloisonné les plus inférieurs, si l'on veut bien faire abstraction des états plus élevés auxquels beaucoup de Mucédinées ont pu être rapportées.

J'ai hâte de faire remarquer qu'il est un caractère, d'importance peut-être assez relative, qui rapproche le *Rhizobium* des Bactéries. Ce sont les corps ovoïdes, signalés surtout par Beyerinck, et qui apparaissent dans l'intérieur des bactéroïdes. Je les ai rencontrés, assez rarement il est vrai, aussi bien dans les nodosités que dans les cultures en milieux artificiels. Il est difficile d'admettre que ce ne soient que des globules huileux, ainsi qu'on l'a affirmé. Bien que la germination n'en ait pas été observée, il est permis de croire que ce sont là des spores endogènes analogues à celles des Bactéries typiques.

Il existe un organisme qui présente également avec le *Rhizobium* une grande analogie. Je fais allusion au *Pasteuria ramosa* décrit dans les *Annales de l'Institut Pasteur* (t. II, p. 165) par Metchnikoff. C'est cet éminent naturaliste qui a bien voulu me signaler la ressemblance entre les bactéroïdes et le *Pasteuria*. Pendant l'été dernier, il avait étudié, en Russie, un grand nombre de tubercules de racines de Légumineuses, et avait été frappé du mode de ramification des bactéroïdes.

Je dois aussi à la bienveillance de Metchnikoff le dessin de la figure 14 (pl. II), qui, comparée aux divers aspects du *Pasteuria*, établit la grande ressemblance entre cette espèce et les formes ramifiées du *Rhizobium*.

Je saisis cette occasion pour remercier publiquement M. Metchnikoff de l'intérêt qu'il a témoigné à mes recherches actuelles.

Les lecteurs des *Annales de l'Institut Pasteur* se le rappellent, le *Pasteuria ramosa* vit dans les Daphnies, se ramifie par division longitudinale qui aboutit à la production de groupes analogues à certains bactéroïdes ramifiés. Il se forme également des spores endogènes. Les ramuscules du *Pasteuria* sont représentés chez le *Rhizobium* par les filaments qui pénètrent l'écorce et se ramifient dans le parenchyme. Enfin, le bourgeonnement des bactéroïdes est souvent dichotomique, et est accompagné alors d'une division longitudinale de la cellule en voie de croissance. Lorsque l'une des deux ramifications prend une direction perpendiculaire à l'autre, il se produit un bactéroïde en forme de T; dans le cas contraire, ce sont des bactéroïdes en Y qui apparaissent, parfois même des figures dichotomiques plus ramifiées.

J'estime avec Metchnikoff que ces caractères permettent de réunir en un même groupe le *Rhizobium* et le *Pasteuria*, et ce groupe est, à mon avis, intermédiaire entre les Bactéries authentiques et les Champignons filamenteux les plus inférieurs (Ustilaginées, Hyphomycètes et Levures) (¹).

(¹) Dans ma note préliminaire, j'ai proposé de désigner cette nouvelle famille de microbes sous le nom de *Pasteuriacées*. En agissant de la sorte, je n'obéis pas seulement aux lois de la nomenclature botanique, mais me réjouis d'honorer le nom du savant illustre, qui a donné aux études microbiologiques une impulsion si féconde.

La famille des Pasteuriacées comprend actuellement deux genres, l'un parasite des Daphnies, l'autre vivant en symbiose avec les Légumineuses. Chez le *Pasteuria*, il y a prédominance de la division longitudinale, tandis que chez le *Rhizobium*, des filaments produisent des bourgeons souvent réunis sur des sortes de capitules; on observe fréquemment l'existence de bourgeons dichotomiques entre lesquels se fait d'abord un commencement de division longitudinale.

Les naturalistes respectent autant que faire se peut la première dénomination donnée à un être vivant. Quelques explications sont nécessaires afin de motiver le nom que j'ai adopté pour le microbe des nodosités. Le genre *Schinzia* comprend aujourd'hui des espèces assez différentes de ce microbe. Au reste, c'est l'auteur lui-même, Frank, qui a créé le nom de *Rhizobium leguminosarum* pour la Bactérie en forme de *Micrococcus* dont il admet la présence dans les tubercules des Légumineuses. Tout en conservant cette dénomination, j'attribue au microbe en question des caractères tout différents.

Quant au genre *Cladochytrium*, dû à Vuillemin, il est fondé sur des organes (zoospores) dont l'existence est très problématique. Ils ont été observés dans

IV

PROPRIÉTÉS PHYSIOLOGIQUES DU RHIZOBIUM.

Non seulement le *Rhizobium* pénètre dans les racines par des filaments perpendiculaires à l'épiderme, mais il peut aussi s'y développer dans la direction longitudinale, et porter l'infection de proche en proche. Chaque nodosité d'une même racine n'est donc pas due à un germe différent. Voici le procédé qui m'a permis de me convaincre de ce fait :

Dans deux éprouvettes cylindriques, je fis entrer avec force un bouchon de liège assez épais ; il partageait chaque vase en deux compartiments dont le supérieur était clos par un autre bouchon coupé en deux. Le premier était percé d'un trou central dans lequel j'introduisis l'extrémité d'une jeune racine de Pois, et que je fermai avec du coton stérilisé. La solution nutritive ne remplissait pas complètement le compartiment inférieur. La culture fut entourée de toutes les précautions décrites au chapitre II, et l'inoculation fut faite sur la portion de racine située au-dessus du bouchon. Il y avait donc des racines qui croissaient dans l'air maintenu humide au moyen d'un peu de papier à filtrer imbibé d'eau stérilisée; d'autres plongeaient dans le liquide de culture.

Les nodosités se sont formées d'abord dans l'air humide et quelque temps après dans l'eau, surtout au voisinage de la cloison séparatrice. Des filaments mycéliens avaient dû croître dans la direction des faisceaux libéro-ligneux, à la façon des mycéliums des *Ustilago* qui vivent dans les tiges de diverses Graminées.

Ces deux cultures m'ont mis à même de constater avec certitude que la production des bactéroïdes dépend de l'aération du milieu

---

des tubercules récoltés après l'hiver, sans doute envahis par des organismes étrangers.

Enfin, la désignation adoptée par Beyerinck, *Bacillus radicicola,* ne peut pas non plus être conservée pour un microbe nettement différent des Bactéries authentiques.

qui entoure les tubercules. Plusieurs observateurs avaient mis en doute la fixation de l'azote aérien par les Légumineuses cultivées dans les solutions nourricières. Cependant Bréal (¹) et plus récemment Prazmowski (²) ont obtenu avec des Pois des gains d'azote très notables. La divergence des résultats s'explique, à mon avis, par les conditions d'aération des racines.

A plusieurs reprises, j'ai examiné au microscope des tubercules de Pois dont les racines n'avaient jamais cessé de plonger dans l'eau. Bien qu'elles fussent arrivées à l'état adulte, elles ne contenaient pas ou presque pas de bactéroïdes, mais étaient bourrées d'une grande quantité de grains d'amidon, dont la plupart se coloraient en rouge-brique par l'iode, comme du glycogène. On a signalé plusieurs variétés d'amidon qui ont la même propriété.

Au contraire, les nodosités formées sur les portions de racines situées hors de l'eau ne m'ont pas présenté d'amidon rougi par l'iode, et contenaient invariablement de grandes quantités de bactéroïdes, à un stade suffisamment avancé de leur développement.

Ce n'est pas tout. Les Pois avec tubercules insuffisamment aérés ne fixent que des quantités insignifiantes d'azote libre, restent malingres, donnent peu de fleurs et tout au plus une seule graine. Ils étaient aussi misérables que leurs congénères de la même variété cultivés à l'abri de tout microbe.

Au contraire, les pieds dont les nodosités plongeaient dans l'air humide, ont donné plus de feuilles, de fleurs et presque toujours plusieurs graines. C'est là un résultat très satisfaisant, car le Pois nain de Grâce donne rarement dans les jardins plus de quatre ou cinq gousses.

Les deux Pois de la page précédente, dont la majorité des nodosités avaient été maintenues tout le temps dans l'air humide, renfermaient à la fin de leur végétation $31^{\text{mgr}}3$ d'azote; les deux graines originelles en contenaient 19 milligrammes.

Bréal (*loc. cit.*, p. 536) a déjà attiré l'attention sur l'influence

---

(¹) *Annales agronomiques*, t. XV.

(²) *Die landwirtsch. Versuchs-Stationen*, t. XXXVIII, p. 46.

de l'air sur la fixation d'azote. La rareté des bactéroïdes dans les tubercules mal aérés fait supposer que leur apparition est concomitante de l'assimilation de l'azote aérien.

Dans les nodosités qui renferment beaucoup de bactéroïdes, l'amidon finit constamment par disparaître. Il est utilisé pour la formation de substances albuminoïdes aux dépens des produits de l'assimilation de l'azote aérien.

Ce que deviennent les nodosités. — Les bactéroïdes formés dans les tubercules n'ont d'ordinaire qu'une durée assez courte. Les auteurs qui avaient été portés à leur refuser toute autonomie (Brunchorst, Tschirch), avaient signalé la disparition plus ou moins complète de ces corpuscules, et s'étaient fondés sur ce fait pour les considérer comme des réserves de nature protéique. Ce sont, en effet, des réserves, mais qui dérivent de l'activité d'un organisme étranger, et qui servent à la nutrition de la Légumineuse.

La digestion des bactéroïdes est vraisemblablement due à une zymase ou diastase, qui finit par les transformer en combinaisons solubles. Une telle hypothèse nous expliquerait la diminution et finalement la perte de vitalité, constatées d'abord par Beyerinck, et que j'ai vérifiées bien souvent dans le cours de ces recherches. Il suffit d'employer un tubercule cueilli sur un Pois ou une Fève en fleurs ou en fruits pour rendre le succès de l'inoculation très aléatoire; souvent même on ne voit apparaître aucune nodosité.

Après la digestion des bactéroïdes, beaucoup de tubercules présentent une cavité centrale; le plus souvent ils sont bientôt la proie des microbes banaux du sol et ils entrent en putréfaction.

J'ai étudié attentivement des nodosités, les unes encore pleines, les autres déjà creuses, envahies ou non par la pourriture; partie provenaient de Pois cultivés dans l'eau, partie de Fèves et de Pois semés en pleine terre et arrivés au terme de leur végétation. Dans tous ces tubercules, j'ai observé des corpuscules arrondis, le plus souvent ovoïdes, de taille assez inégale (5 à 10 μ) et enveloppés par une mince membrane. L'iode les colore en jaune; ils absorbent vivement le violet dahlia. Je les considère comme des sortes de kystes provenant des filaments mycéliens en grande partie résorbés; j'en ai vu (pl. II, fig. 13) en relation avec des restes de ces filaments. Parfois, ces kystes ont leur surface légèrement mamelonnée comme les renflements producteurs des bactéroïdes, ce qui me fait supposer que ceux-ci participent à leur constitution.

A côté de ces renflements, on trouve assez souvent des productions arrondies, fréquemment groupées par trois ou même quatre, et dont la surface est lisse. Par leur forme, ces masses ressemblent à celles qui ont leur surface mamelonnée et qui donnent les bactéroïdes; d'après Ward, elles pourraient prendre le même aspect. On peut donc admettre que les unes et les autres concourent à la formation des kystes dans les tubercules.

Les kystes résistent à la putréfaction des tubercules, et on les retrouve sans difficulté au milieu des restes cellulaires envahis par les Bactéries banales. Je n'ai pu observer la germination de ces germes. Les insuccès des inoculations avec les nodosités trop avancées font supposer qu'ils doivent passer un certain temps à l'état de repos au sein de la terre. Et leur germination pourrait bien être déterminée par des actions chimiotaxiques provoquées par les poils radicaux des Légumineuses.

Influence de la chaleur. — Sur gélatine et dans les bouillons de Pois ou de Lupin, la race de *Rhizobium* que j'ai cultivée se développe le mieux aux températures comprises entre 22° et 26°; elle ne croît plus à 30°; à 10°, la croissance des colonies est encore assez vigoureuse.

Cependant, des Fèves et des Pois cultivés à une température voisine de celle-ci (semis faits en pleine terre à la fin de septembre et au commencement d'octobre) ne donnent guère de nodosités radicales. Il en est de même des Pois cultivés en hiver dans des serres suffisamment chauffées. La cause de cet arrêt dans le développement du *Rhizobium* ne doit pas être recherchée dans la température ambiante, mais dans la diminution de la fonction d'assimilation du carbone. On sait, en effet, que tout ce qui nuit à celle-ci diminue l'aptitude à produire des tubercules, parce que le *Rhizobium* emprunte des aliments hydrocarbonés à la plante hospitalière.

Plusieurs savants (Hellriegel, Beyerinck, Prazmowski) ont indiqué que les germes du microbe des nodosités sont tués par un chauffage à 60°, 70° ou 75°. Des nodosités en voie de croissance et intactes, doivent être chauffées dans l'eau à 90° ou 95° pendant cinq minutes pour perdre leur pouvoir d'infection sur racine de Pois. On abaisse notablement le chiffre de ces degrés de résistance, quand on assure la rapide pénétration de la chaleur en chauffant de petites ampoules de verre remplies de liquide de cultures pures; le chauffage a été fait dans l'eau et a duré cinq minutes. Le microbe a résisté à 50°, mais a été tué à 55°, même lorsqu'il était emprunté à d'anciennes cultures. Dans celles-ci, il y avait çà et là des corps brillants en forme de spores à l'intérieur des bactéroïdes. Leur résistance est donc très limitée; mais cet argument ne suffit pas pour leur refuser la qualité de spores.

Lorsque je faisais des essais de chauffage avec des nodosités, j'ai remarqué que celles qui avaient été portées à 56° et 62° provoquaient chez le Pois l'apparition de tubercules plus nombreux que dans les cultures faites sans chauffage de la semence. J'attribue ce résultat à l'excitation que la chaleur avait communiquée au microbe.

Influence du temps. — Des cultures de *Rhizobium* faites en juin 1889 dans du bouillon de poule, et conservées jusqu'au mois d'octobre 1890, c'est-à-dire pendant quinze mois, ont été ensemencées sans succès.

Influence des nitrates. — L'addition de $^1/_{500}$ ou de $^1/_{1000}$ de nitrate de potassium ou de sodium aux bouillons de Pois ou de Lupin les rend presque stériles pour le *Rhizobium.* Il n'en est nullement ainsi dans les milieux minéraux additionnés de sucre dont il sera bientôt question, et dans les bouillons de Pois et de Lupin gélatinisés.

Ces résultats permettent de supposer qu'il existe dans le Pois et le Lupin une substance qui, en présence des nitrates, paralyse le développement du *Rhizobium*, substance dont la gélatine empêcherait la diffusion rapide.

Culture du Rhizobium dans les solutions minérales avec ou sans azote. Influence de substances diverses. — Les premières cultures de *Rhizobium* en solutions minérales avec ou sans azote ont été faites par Prazmowski (¹). Sans connaître les résultats obtenus par ce savant, j'avais entrepris des essais analogues, dont il a déjà été question dans ma note (²) des *Comptes rendus* du 17 novembre. Comme Prazmowski, j'ai vu le microbe des nodosités végéter dans des solutions privées d'azote; bien qu'aucune estimation précise de l'azote libre fixé dans ces conditions n'ait été faite, l'assimilation de ce gaz par le *Rhizobium* est extrêmement probable.

Tout récemment, Frank (³) et Beyerinck (⁴) ont annoncé également avoir fait des cultures dans des solutions minérales avec ou sans azote.

Le milieu que j'ai employé est de l'eau distillée privée de combinaisons azotées et additionnée de phosphate de potassium à 1 °/₀₀ et de sulfate de magnésium à 0.1 °/₀₀.

Les cultures que l'on obtient sont assez prospères si l'on ajoute à ce mélange 1 °/₀₀ d'asparagine, 1 à 10 °/₀₀ de peptone, un peu de fibrine du sang, d'albumine de l'œuf, ou de caséine. A la température de 24°, le liquide se trouble bientôt et produit une membrane visqueuse collée au fond du vase. Mais le développement est plus actif, et très appréciable après trois ou quatre jours, lorsqu'on ajoute une substance sucrée à l'un des mélanges que je viens d'indiquer. Le dépôt s'accentue progressivement pendant plusieurs semaines.

Comme on le voit, les substances organiques azotées peuvent suffire à la nutrition du *Rhizobium*, mais il préfère l'association de ces aliments avec une matière hydrocarbonée assimilable.

La suppression de l'aliment azoté n'empêche pas du tout le développement de cet organisme, tandis que dans les mêmes conditions les Bactéries banales poussent peu ou mal.

(¹) *Die Wurzelknöllchen der Erbse*, p. 201. 1890.

(²) Voir p. 83 du présent volume.

(³) *Berichte der deut. botan. Gesellschaft*, séance du 28 novembre 1890.

(⁴) *Botan. Zeitung*, 1890, nº 52 (26 décembre 1890).

J'ai fait de nombreuses cultures dans la solution minérale à laquelle j'ajoutais 5 à 10 °/oo de saccharose, de maltose, de lactose, de dextrose, de mannite et de glycérine. Ces produits étaient très purs; les sucres avaient été purifiés avec soin en vue de recherches spéciales.

La saccharose m'a paru convenir particulièrement au *Rhizobium*; les bactéroïdes qui s'en nourrissent sont plus gros, plus réguliers, moins ramifiés que ceux qui avaient végété sur bouillon de Pois gélatinisé.

Le dépôt visqueux ne s'est pas formé au fond des vases de culture lorsque le liquide nutritif a une épaisseur de plus de 5 millimètres; avec une couche de 1 centimètre d'épaisseur, il s'est produit seulement des flocons qui flottaient dans le liquide; enfin, dans les liquides plus profonds, j'ai observé un trouble, mais pas de dépôt.

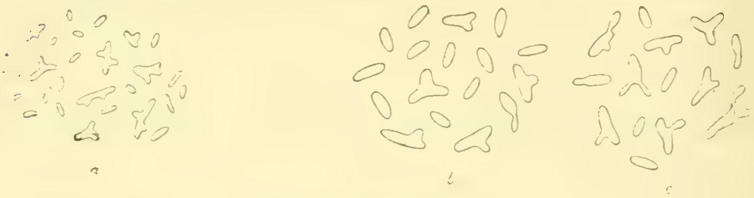


Fig. 3. — Gr. 1,000.

a, Bactéroïdes de Pois cultivés sur bouillon de Pois gélatinisé.
b, Bactéroïdes de Pois cultivés dans la solution minérale sans azote et avec saccharose.
c, Bactéroïdes de Pois cultivés dans la solution minérale avec fibrine.

Dans les bouillons de Pois et de Lupin, le manque d'air se fait moins sentir, et l'on obtient un dépôt assez abondant, sous des couches de liquides de 3 ou 4 centimètres d'épaisseur.

Il semble donc que l'action de l'air soit surtout nécessaire dans les mélanges privés d'azote combiné. A propos des cultures des Pois dans les solutions sans azote, j'ai signalé la même exigence. Ces deux remarques portent à croire que l'air n'est pas seulement indispensable comme source d'oxygène, mais aussi comme source d'azote dans les milieux auxquels cet élément fait défaut.

L'expérience suivante me paraît prouver l'exactitude de cette présomption.

Au fond de deux petits matras coniques, j'avais introduit du bouillon de Lupin gélatinisé, qui après stérilisation fut ensemencé avec du *Rhizobium*. L'air des matras fut chassé par un courant, prolongé pendant un quart d'heure, d'azote préparé au moyen de cuivre chauffé au rouge. Après fermeture hermétique, les deux récipients furent retournés sous l'eau. Des colonies larges d'environ 3 millimètres se sont développées sur la gélatine nutritive; bien que plus réduites que d'autres laissées à l'air ordinaire, elles attestent que dans l'azote pur le *Rhizobium* peut continuer à croître pendant quelque temps.

Le microbe est donc un organisme aérobie qui, dans les milieux privés de combinaisons azotées, exige le concours de l'azote plus que celui de l'oxygène.

J'ai commencé à étudier l'action de diverses substances minérales ou organiques. A la dose de 1 °/₀₀, les sulfates de zinc, de cuivre, d'alumine, de fer, le chlorure de sodium, l'acide tartrique, le tartrate de potassium et l'urée empêchent le développement du *Rhizobium* dans la solution minérale avec 1 °/₀₀ de saccharose.

Le sulfate d'ammoniaque et la potasse à 1 °/₀₀ ne sont pas nuisibles; ce sont donc les milieux neutres ou légèrement alcalins qui sont les plus convenables. Et, en effet, j'ai constaté que les colonies développées sur gélatine sont toujours bien neutres. Dans les diverses décoctions végétales naturellement acides (Carotte, Navet, Chou, Pomme de terre, Chou-fleur), ainsi que dans l'eau de Levure, dans le liquide Raulin, aucune croissance n'a été remarquée.

Lorsque ces mêmes liquides sont gélatinisés et neutralisés, ils conviennent parfaitement à la culture du microbe; j'en ai obtenu de très grandes colonies sur bouillon de Carotte ainsi préparé.

Enfin, je me suis proposé de rechercher si chacun des éléments minéraux composant la solution nutritive (soufre, phosphore, potassium et magnésium) est indispensable à la végétation du *Rhizobium*. J'ai préparé des mélanges auxquels l'un de ces corps simples faisait défaut; après ensemencement, ils sont restés vierges de toute végétation, à l'exception de celui qui était privé de soufre et dans lequel un faible dépôt s'est formé, grâce sans doute à l'existence d'un peu de soufre dans le sucre employé.

Il ne suffit pas de cultiver un organisme dans des milieux minéraux privés d'azote pour démontrer l'assimilation de l'azote libre : des indications numériques fournies par l'analyse sont de toute nécessité pour emporter les convictions. Pour obtenir un gain d'azote sensible, il convient de disposer de dépôts de cultures assez considérables; l'obligation de ne donner à celles-ci qu'une très faible épaisseur exige l'emploi de matras à fond plat d'un très grand diamètre, et dont le col serait étiré et fermé pour éviter l'influence des combinaisons azotées de l'atmosphère. Une première série d'essais réunissant ces conditions n'a pas donné des résultats assez concluants. J'espère les répéter bientôt avec plus de succès.

En attendant, et en considérant comme permis d'attribuer au *Rhizobium* la propriété d'assimiler l'azote libre de l'air, la biologie de cet organisme peut être résumée comme suit :

Les germes de *Rhizobium* mélangés à la terre arable se développent au contact des poils radicaux des Légumineuses, y pénètrent à l'état de filament, et donnent lieu à un développement cellulaire anormal. Lorsqu'il assimile l'azote de l'air, le mycélium produit par bourgeonnement une infinité de corpuscules, les bactéroïdes, riches en matière albuminoïde. Plus tard, ces corpuscules se dissolvent et sont utilisés par la plante hospitalière pour sa propre nutrition. Quant au microbe, il se conserve soit par des spores nées dans les bactéroïdes, soit par des kystes qui persistent après la résorption des filaments mycéliens. Ces germes finissent par se mélanger à la terre par suite de la pourriture des tubercules.

Travail fait au Laboratoire de chimie biologique de la Sorbonne
à l'Institut Pasteur, 1891.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

FIG. 1. — Fragment d'une coupe d'un jeune tubercule de Fève cultivée dans l'eau, montrant les filaments du *Rhizobium* avec leurs renflements mamelonnés : *n.*, noyau ; *v.*, vacuoles. Gr. 700.

FIG. 2. — Fragment d'une coupe de nodosité de Haricot d'Espagne; les filaments sont bien visibles dans les cellules du bas, tandis que dans celles du haut, remplies de bactéroïdes, les filaments sont en voie de résorption. Gr. 700.

FIG. 3. — Fragment d'une coupe de nodosité de Lupin jaune dans laquelle il ne reste plus que des tronçons de filaments mycéliens : *f.*, restes de filaments mycéliens; *n.*, noyau; *am.*, grains d'amidon. Gr. 400.

FIG. 4. — Deux cellules très jeunes d'un tubercule de Lupin jaune avec filament mycélien très fin. Gr. 700.

FIG. 5. — Portion d'une coupe d'une jeune nodosité de Pois, inoculé avec nodosité de Lupin tricolore, montrant des filaments anastomosés. Gr. 300. Les cellules pointillées appartiennent au parenchyme à bactéroïdes, les autres à l'écorce.

PLANCHE II

FIG. 6. — Fragment d'une coupe de tubercule de la Gesse cultivée, dans lequel on voit des filaments qui portent des bactéroïdes : *n.*, noyau; *k.*, masses ovoïdes à surface lisse qui deviendront des kystes. Gr. 500.

Fig. 7. et 8. — Cellules d'un tubercule de Gesse cultivée, avec filaments qui portent des bactéroïdes. Gr. 700.

Fig. 9. — Cellules d'une nodosité de *Galega officinalis*. Gr. 700.

Fig. 10. — Morceaux de filaments mycéliens de *Rhizobium* observés dans les cellules de la même espèce. Gr. 700.

Fig. 11. — Cellules d'un tubercule de Pois dans lesquelles les filaments du *Rhizobium* portent des bactéroïdes. La cellule centrale renferme quatre corps ovoïdes, nés en grappe et à surface lisse. Gr. 700.

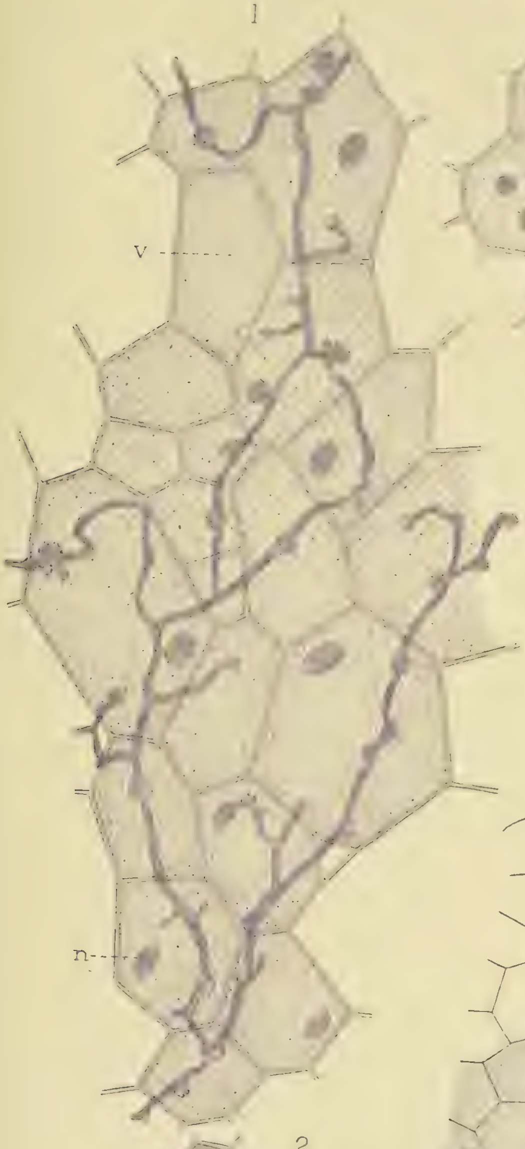
Fig. 12. — Diverses formes de colonies de bactéroïdes cultivés sur bouillon de Pois gélatinisé, et observées après huit jours. Gr. 150.

Fig. 13. — Cellules d'une vieille nodosité de Fève, dont le contenu est en voie de résorption, et qui renferment des corpuscules brillants (kystes) : *f.*, restes de filaments; *n.*, noyau; *k.*, kystes. Gr. 700.

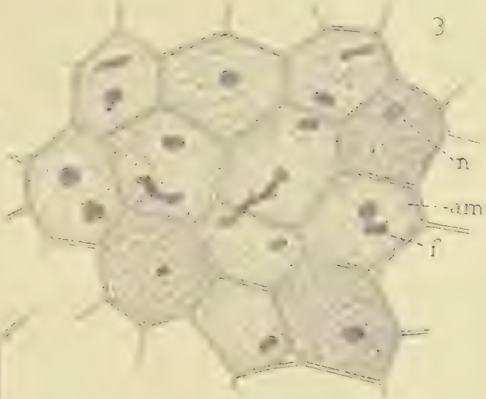
Fig. 14. — Diverses formes de bactéroïdes cultivées en solution minérale additionnée de 1 °/₀ de saccharose et de 1 °/₀₀ de peptone. Gr. 1500. Dessin fait par Metchnikoff.

Toutes les coupes dessinées avaient été colorées avec le violet dahlia.

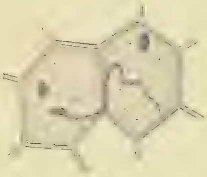
1



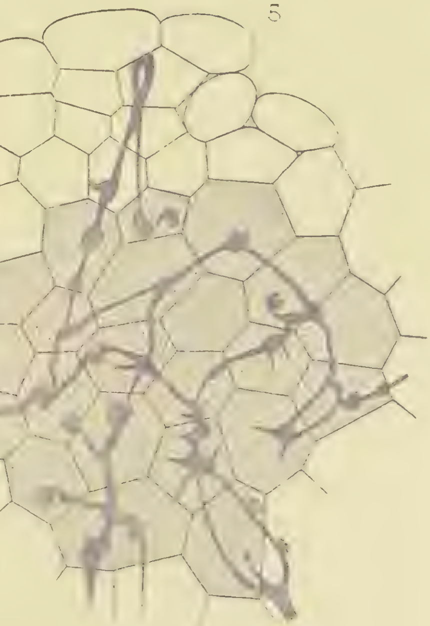
3



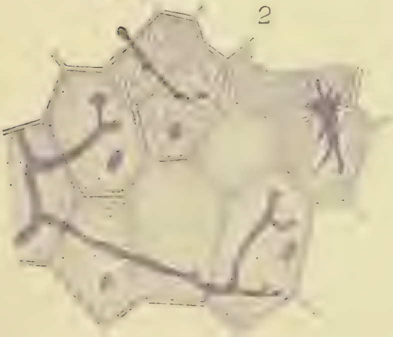
4



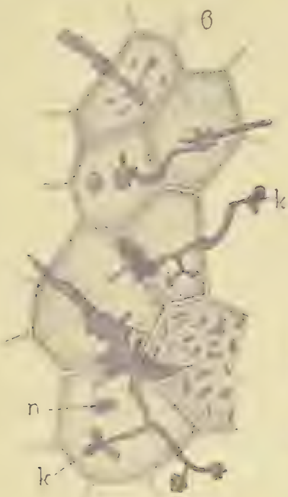
5



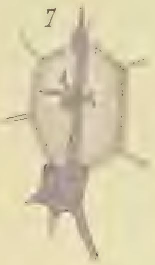
2



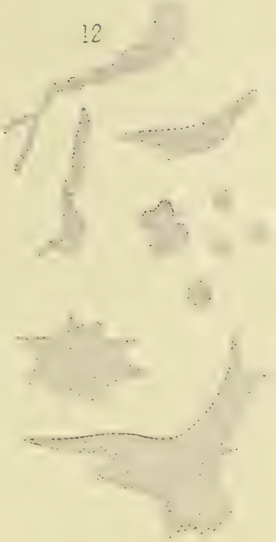
6



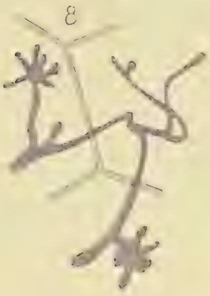
7



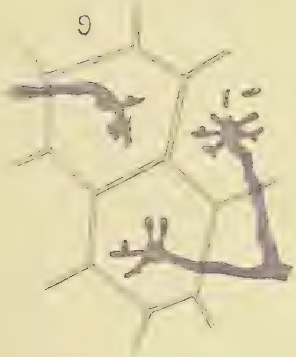
12



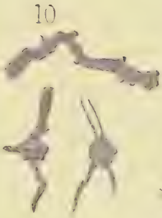
8



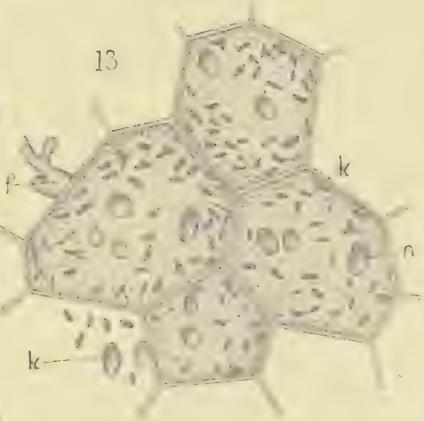
9



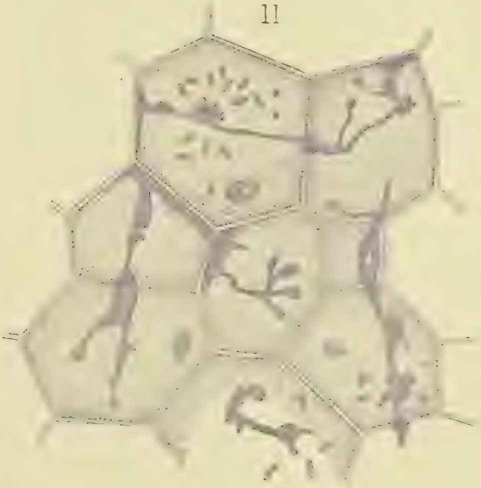
10



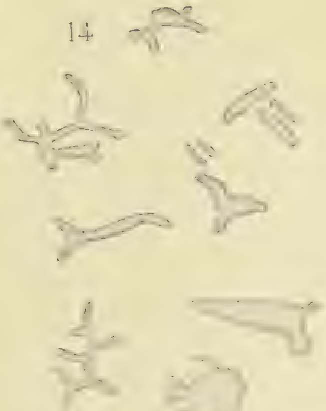
13



11



14



ÉTUDE

SUR

LA VARIABILITÉ

DU

BACILLE ROUGE DE KIEL

PAR

É. LAURENT (1)

A plusieurs reprises, il a été question, dans ces annales, des variations durables que peuvent présenter les propriétés physiologiques des Bactéries. Je n'en ferai donc pas l'histoire, et je me borne à rappeler que ces variations portent tantôt sur la virulence ou l'aptitude à donner des spores, tantôt sur la production de matières colorantes ou d'autres substances faciles à caractériser.

Une sélection méthodique, secondée par l'influence de milieux de culture appropriés, permet d'obtenir des races nouvelles parmi les organismes inférieurs, d'une manière analogue à celle que mettent en œuvre les horticulteurs pour modifier certaines catégories de plantes cultivées. Beaucoup de microbes sont, en outre, particulièrement sensibles aux agents extérieurs; leurs propriétés se transforment plus ou moins rapidement lorsqu'on soumet leurs cellules à l'action prolongée de l'oxygène, à l'influence de substances nuisibles ou antiseptiques, ou encore à des températures assez élevées.

---

(1) Ce travail a paru dans les *Annales de l'Institut Pasteur,* vol. IV, p. 465, (1890).

Peut-on cependant affirmer que, dans la nature, il puisse se faire une sélection aussi méthodique et aussi certaine? Certes, l'action de l'oxygène est presque universelle, mais il s'en faut de beaucoup qu'il en soit de même pour les substances antiseptiques et les températures favorables à la production de variétés nouvelles dans le monde des microbes. Les adversaires de la variabilité de ces organismes peuvent donc arguer que les modifications observées dans les laboratoires ne sont dues qu'à des circonstances exceptionnelles, et que, à l'état naturel, les types se maintiennent sans présenter de variations bien sensibles.

Cette objection m'a conduit à rechercher si d'autres influences naturelles, auxquelles les germes sont normalement exposés, ne pourraient pas provoquer des changements rapides et durables dans les propriétés des Bactéries. Parmi les tentatives que j'ai faites, c'est la lumière qui m'a donné les résultats les plus concluants. Ce n'est pas la première fois que la radiation solaire est utilisée pour modifier les propriétés de ces microbes. D'après Arloing (1), les filaments du bacille du charbon, exposés au soleil et à l'air, perdent peu à peu leur virulence : les bacilles issus de la culture insolée ne tuent plus les cobayes, et leur confèrent parfois l'immunité.

De toutes les espèces que j'ai exposées au soleil, c'est le bacille rouge de Kiel qui m'a donné les résultats les plus remarquables. Parmi les bactéries chromogènes, le *Micrococcus aurantiacus* n'est pas décoloré ni affaibli par plusieurs heures d'insolation très vive; le *Micrococcus prodigiosus* est rapidement décoloré, mais la modification ne se transmet que très imparfaitement dans les cultures successives.

Mes expériences ont été faites en déposant quelques parcelles de colonie adulte de *M. prodigiosus* à la surface d'une tranche de

---

(1) *Archives de physiologie*, 1886, p. 232.

Pomme de terre stérilisée et renfermée dans un tube incliné, que je plaçais dans une direction perpendiculaire à celle des rayons solaires. Dans ces conditions, le pigment est détruit après deux ou trois heures d'insolation, mais les germes restent vivants.

Ensemencés sur tranche de Pomme de terre, ils donnent des colonies qui présentent, il est vrai, toutes les teintes entre le blanc pur et le rouge vif. Mais les colonies incolores et celles qui sont rose pâle donnent sans exception des colonies rouge vif, dès le deuxième ou le troisième passage sur Pomme de terre. La modification subie n'est donc pas héréditaire.

Si l'on prolonge l'insolation jusqu'à une durée de cinq heures à un soleil ardent, toutes les cellules du *M. prodigiosus* sont tuées sans exception; elles ne se développent plus dans les milieux les plus favorables au rajeunissement. La décoloration provoquée par la radiation solaire chez le *M. prodigiosus* n'est donc que passagère.

Il en est tout autrement du bacille rouge de Kiel : bien que sa coloration résiste mieux que celle du *M. prodigiosus* à la lumière solaire, les descendants des germes insolés ont une tendance nettement accusée à rester incolores.

Cette intéressante bactérie a été trouvée dans les eaux de la ville de Kiel par J. Breunig, qui l'a décrite dans sa thèse de doctorat (¹). A l'œil nu, il n'est guère possible de distinguer les cultures du bacille rouge sur milieux solides de celles du *Micrococcus prodigiosus*. La teinte est à très peu de chose près la même, et il faut une très grande habitude pour ne pas s'y tromper. Il en est tout autrement au microscope. Tandis que, sur Pomme de terre, le *M. prodigiosus* est légèrement ovoïde et a environ un μ, dans son plus grand diamètre, le bacille rouge est un bacille bien caractérisé, quels que soient les milieux sur lesquels il a été cultivé.

Comme l'histoire biologique du bacille rouge n'a pas encore été

(¹) *Bacteriologische Untersuchung Trinkwassers der Stadt Kiel.* Kiel, 1888.

faite, j'ai profité de mes études sur la variabilité de cet organisme pour faire un certain nombre d'observations relatives à cette espèce. J'en donne ici le résumé, autant pour l'intelligence de ce travail que pour l'intérêt que présentent quelques particularités de l'histoire de ce microbe.

I

CARACTÈRES DES CULTURES DU BACILLE ROUGE.

Dans une culture récente sur Pomme de terre, le bacille rouge a une longueur qui varie entre 2.5 et 5 μ, et une largeur de 0.7 à 0.8 μ. Ces dimensions ne sont guère modifiées par la culture dans le lait ou le bouillon. Cependant, dans les cultures anciennes sur Pomme de terre, on trouve des bacilles qui peuvent atteindre 8 et 10 μ.

Quatre ou cinq heures après l'ensemencement sur Pomme de terre, à la température de 35°, les bâtonnets sont mobiles, sans être cependant très agiles ; le mouvement dépend de la présence de l'oxygène, et il cesse dès que ce gaz fait défaut dans la préparation.

Cultivé à la température de 18-20° sur bouillon gélatinisé, le bacille rouge donne dans la profondeur des colonies ovales, à contour entier ou sinueux, d'un jaune pâle au microscope, blanches à l'œil nu. Les colonies superficielles sont colorées en rouge sang, s'étalent largement, et leur contour devient sinueux ; elles sont entourées d'une zone claire et, dès le cinquième jour, liquéfient lentement la gélatine. Après six ou sept jours, les colonies les plus voisines de la surface deviennent légèrement roses ; plus profondément, elle restent incolores par suite de la privation d'oxygène à l'état libre.

En tube de gélatine légèrement alcaline, le bacille rouge donne une trace profonde et bien marquée ; la gélatine ne tarde pas à se liquéfier vers la surface, et le liquide ainsi formé est vivement coloré. Dans la profondeur du tube, il se produit souvent des bulles gazeuses.

Sur gélose à 30-35°, le bacille est d'abord rose pâle et passe ensuite à la teinte rouge-brique.

Cultivé sur Pomme de terre à 30-35°, le bacille se développe très rapidement, et recouvre toute la tranche, après vingt-quatre heures, d'une grande colonie d'un rouge pourpre violacé. Il en est parfois de même à des températures inférieures à 25°, surtout lorsqu'on a des races vigoureuses. Le plus souvent, les colonies formées sur Pomme de terre à ces températures sont d'un rouge moins foncé, qui, d'abord orangé, devient ensuite rouge carmin. Toutefois, cette coloration est presque toujours localisée à la surface de la colonie et, dans la profondeur, elle fait place à la teinte violacée. J'aurai l'occasion d'expliquer ces variations de coloration produites sous l'influence de la température.

La matière colorante du bacille rouge est peu soluble dans la benzine, plus soluble dans l'eau et surtout dans les alcools méthylique et éthylique. Elle est insoluble dans l'essence de térébenthine, l'éther de pétrole, l'alcool amylique, le chloroforme, le sulfure de carbone. L'éther sulfurique décolore la substance rouge, mais cette action cesse dès que l'on ajoute au mélange quelques gouttes d'acide chlorhydrique.

A petite dose, les acides, même les plus énergiques, comme l'acide sulfurique, avivent la coloration rouge. Au contraire, elle disparaît sous l'action des alcalis (soude, potasse, ammoniaque), mais elle réapparaît ensuite par l'addition des acides.

Les solutions dans les alcools méthylique et éthylique, évaporées lentement, laissent des corpuscules arrondis d'un rouge sang. Il m'a été impossible d'obtenir des combinaisons cristallisables de la substance chromogène.

Toutes ces propriétés appartiennent également au pigment du *M. prodigiosus.*

Dans le bouillon de veau neutre, le bacille rouge trouble fortement le liquide après vingt-quatre heures, et le colore en rose pâle. Cependant, on peut obtenir des cultures liquides qui présentent une coloration rouge magnifique. Je préciserai plus loin les conditions nécessaires pour arriver à ce résultat.

Le bacille rouge se développe admirablement dans les solutions minérales nutritives additionnées d'une substance organique assimilable. J'ai de préférence employé le mélange suivant, qui m'a déjà servi à des études sur la Levure :

Eau	1,000 c. c.
Phosphate de potassium	0,75 gr.
Sulfate de magnésium	0,10 —
— d'ammoniaque	5,00 —

Les corps organiques les plus variés conviennent à l'alimentation du bacille rouge. Tels sont : albumine de l'œuf et du sang, peptone, caséine, fibrine du sang, asparagine, leucine, saccharose, maltose, lactose, dextrose et sucre interverti, mannite, gomme arabique, salicine, glycérine, succinate, citrate et tartrate d'ammoniaque, lactate de calcium et même les acétates. Les oxalates et les formiates ne sont pas assimilés.

Lorsque l'on ne prend pas de précautions spéciales, la matière rouge n'apparaît pas dans tous les milieux artificiels formés avec ces différentes substances organiques. Je l'ai observée dans les cultures ordinaires avec les albumines, la peptone, la caséine, le succinate d'ammoniaque, et surtout avec le lactate de calcium. La réaction n'avait pas cessé d'être alcaline, ou tout au moins neutre. Dans tous les autres mélanges nutritifs, qui étaient demeurés incolores, j'ai constaté une réaction très nettement acide. C'est la substance acide, produite surtout dans les solutions hydrocarbonées, qui a empêché la formation du pigment. Si l'on retarde la croissance du microbe, ce qui a pour effet immédiat de diminuer l'acidité du liquide de culture pendant les premiers jours, la coloration rouge peut devenir visible dans les solutions sucrées. Elle est beaucoup plus accusée si l'on alcalinise le mélange nourricier, ou lorsqu'on y ajoute une petite quantité de carbonate de chaux. Les cultures dans le mélange minéral additionné de saccharose, de maltose, de dextrose, de glycérine, etc., deviennent alors d'un rouge très marqué.

Enfin, dans le lait, à la température de 35°, il y a coagulation au bout de vingt-quatre heures, et il ne se produit pas la moindre trace de coloration rouge. Au contraire, à la température ordinaire, la coagulation se fait longtemps attendre, et la surface du liquide devient rouge sang comme à la suite d'un ensemencement de *M. prodigiosus.* La matière rouge se répand graduellement dans la profondeur du liquide.

La coagulation du lait n'est pas due à une sécrétion de présure, mais résulte de l'influence de l'acide produit par le microbe aux dépens de la lactose. En effet, le lait additionné de carbonate de chaux ne se coagule pas, bien que le bacille y végète à merveille, et du lait qu'il a rendu acide, neutralisé avec la soude, n'a pas non plus d'action sur la caséine.

J'établirai bientôt la cause pour laquelle la matière rouge ne se développe pas dans le lait à la température de 30-35°. Je tiens cependant à faire remarquer que la culture du bacille rouge à cette température a une certaine influence sur la fonction chromogène de cet organisme : ainsi le bacille qui avait vécu dans ces conditions, donne sur Pomme de terre, à 30°, des colonies qui sont d'abord blanches ; ce n'est qu'au troisième jour que j'ai vu apparaître de nouvelles colonies légèrement teintées de rose. Une deuxième culture, à 30°, des colonies incolores, prend, dès le début du développement, la coloration rouge normale. A la température de 18-20°, les colonies de la race cultivée dans le lait à 30° sont rouges dès le premier jour.

L'exemple de la culture dans le lait nous permet de prévoir que la fonction chromogène du bacille rouge peut être influencée par la présence d'un acide organique, et par l'action d'une température assez élevée. Nous allons voir qu'il peut encore exister d'autres causes de variations.

II

INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE ET DE L'OXYGÈNE SUR LA FONCTION CHROMOGÈNE DU BACILLE ROUGE.

Le bacille rouge ne croît presque pas à des températures inférieures à 10°, et ne se développe plus à 42°; l'optimum de température est compris entre 30 et 35°. A partir de 36°, il souffre et donne des colonies incolores, qui redeviennent colorées lorsqu'on les cultive à des températures plus basses. Dès la première génération, la matière rouge fait sa réapparition. Même des cultures faites à 39°5, et que j'avais maintenues pendant quatre jours à cette température, sont devenues roses après quelque temps de séjour à 15°, et à la suite d'une croissance nouvelle.

L'action de l'air n'est pas indispensable à la croissance du bacille rouge. Sans être doué de propriétés anaérobies très accusées, il se développe dans le vide, mais n'y est jamais coloré, de même que les autres bactéries chromogènes.

La privation d'oxygène paraît exercer une certaine influence sur la race. J'ai préparé trois tubes à essais, dont chacun contenait un petit fragment de Pomme de terre. Après y avoir ensemencé une très petite parcelle de colonie rouge, j'ai fait le vide dans l'un des trois tubes, introduit de l'hydrogène dans le deuxième et de l'acide carbonique dans le troisième. L'air renfermé dans les parties profondes de la Pomme de terre est difficile à enlever : il était donc resté une très petite quantité d'oxygène dans les tubes, malgré le temps assez long que j'avais consacré à chasser l'air avec de l'hydrogène. Aussi, quelques colonies rouges prirent naissance dans les trois cultures placées à 30°; la croissance s'arrêta bientôt faute d'oxygène, mais lorsque j'eus fait pénétrer de l'air dans les tubes, ces colonies rouges produisirent de nouvelles colonies vigoureuses et *tout à fait incolores.* Il y a plus. Les colonies nées dans le tube qui avait été rempli d'acide carbonique, ensemencées en série sur des tranches de Pommes de terre, ont donné, à la température de 30°, des cultures incolores pendant deux générations. A 15-20°, le retour de la coloration fut immédiat.

Les colonies formées dans l'hydrogène et dans le vide ont fourni à 30° des cultures légèrement roses au premier passage et rouges par la suite.

III

INFLUENCE DE LA RÉACTION DU MILIEU SUR LA FONCTION CHROMOGÈNE DU BACILLE ROUGE.

La coloration du bacille rouge est influencée d'une manière assez curieuse par les acides. On en a la preuve lorsqu'on le cultive comparativement dans du bouillon neutre, dans du bouillon additionné de 1 °/₀₀ d'acide tartrique, et dans le même liquide avec 1 °/₀₀ de soude. La croissance est sensiblement la même dans le bouillon neutre et dans celui qui est alcalin. Celui-ci se colore en rouge assez vif et celui-là en rouge beaucoup plus pâle. Si l'on examine la réaction avec le papier de tournesol, on voit que le bouillon neutre est devenu acide, tandis que, après vingt-quatre heures à 20°, l'autre est encore légèrement alcalin.

Dans le liquide acide, la croissance est extrêmement lente, et il n'y a aucune trace de coloration.

La conclusion à tirer de ce premier essai, c'est qu'un certain degré d'acidité nuit à la croissance du bacille rouge et l'empêche de produire son pigment.

Pour que cette vérité soit encore plus évidente, j'ai eu recours à la culture dans des solutions de saccharose très pure, additionnées de sels minéraux. Dans six larges matras à fond plat, j'introduis 100 centimètres cubes du mélange minéral indiqué plus haut, plus 2 °/₀ de saccharose. Deux de ces matras sont neutres, deux alcalinisés avec 1 °/₀₀ de soude; les deux autres sont additionnés de 1 °/₀₀ d'acide tartrique. Tous sont ensemencés avec deux races de bacille rouge, que j'indiquerai par les lettres A et B ; ces races avaient la même origine, mais différaient légèrement l'une de l'autre par suite de cultures antérieures dans des milieux différents. Après vingt-quatre heures de séjour à 20°, seuls les matras à réaction neutre sont légèrement colorés, surtout celui qui avait été ensemencé avec la race A. A la fin du deuxième jour, l'état des cultures est encore plus frappant. Dans le mélange alcalin, le bacille A est rouge vif et le bacille B est rouge très pâle ; la coloration de ce dernier devient plus accentuée les jours suivants.

Dans le mélange primitivement neutre, les deux bacilles sont demeurés rouge pâle ; par la suite, ils ne sont jamais aussi colorés que les deux cultures faites en milieu alcalin.

Quant aux cultures acides, elles sont restées vierges de tout développement.

J'ai dosé l'acidité de trois des matras fertiles. Les deux matras neutres au début de l'expérience avaient, après quarante-huit heures, une acidité équivalente à celle de 5.9 °/₀₀ d'acide tartrique. Dans la solution alcalinisée et ensemencée avec le bacille B, l'acidité, après le même laps de temps, correspondait seulement à 3.5 °/₀₀ d'acide tartrique. Elle a augmenté les jours suivants concurremment avec l'intensité de la coloration, et a atteint 5.9 °/₀₀ à la fin du troisième jour.

Une autre expérience a été entreprise afin de déterminer l'influence de la température sur la production de la matière acide et sur le pigment. J'ai mis en culture avec le bacille A deux matras contenant chacun 100 centimètres cubes du mélange salin, et $1^{gr}9$ de saccharose (quantité correspondant à 2 grammes de sucre interverti). La réaction était bien neutre après stérilisation. Un matras fut placé à 33°, l'autre à 20°.

Vingt-quatre heures plus tard, le matras mis à 20° présente une légère coloration rose ; son acidité équivaut à 3.9 °/₀₀ d'acide tartrique, et la solution contient $0^{gr}95$ de sucre interverti sans trace de saccharose. La culture à 33° n'est nullement colorée ; son acidité correspond à 4.6 °/₀₀ ; elle renferme $0^{gr}46$ de sucre interverti.

Après quarante-huit heures (à partir du début de l'expérience), le matras à 20° est rouge vif; l'acidité est de 4.8 °/₀₀ et la quantité de sucre de 0gr8. Le matras à 33° est toujours incolore; son acidité est 5.9 °/₀₀ et il renferme 0gr4 de sucre.

Dans un dernier essai, j'ai mis deux matras avec la même solution que dans l'expérience précédente, mais j'y ajoutais une certaine quantité de carbonate de chaux. L'un fut placé à 20°, l'autre à 33°. Tous les deux se sont colorés en rouge d'autant plus rapidement que la température était plus favorable à la croissance. La coloration n'était cependant pas aussi vive que dans un matras mis à 20° et dans lequel il n'y avait pas de calcaire pour neutraliser l'acidité. Mais une goutte d'acide chlorhydrique, ajoutée à quelques centimètres cubes du liquide de culture avec calcaire, avivait aussitôt la coloration et lui donnait une belle teinte fleur de pêcher.

On peut résumer ces diverses expériences sur le rôle des acides vis-à-vis du bacille rouge, de la manière suivante :

1° Le bacille rouge ne se développe pas dans un liquide de culture artificiel additionné de 1 °/₀₀ d'acide tartrique;

2° Il rend acide le milieu de culture; lorsque l'acidité ainsi produite correspond à 5.9 °/₀₀ d'acide tartrique, le microbe cesse de se multiplier;

3° L'acidité gêne également la formation du pigment à une concentration plus faible que celle qui arrête la croissance (4.6 °/₀₀); mais elle augmente l'intensité de la coloration du pigment produit dans un liquide alcalin, neutre ou peu acide.

J'ai, à la page 132, attiré l'attention sur ce fait, en apparence inexplicable, que le lait ensemencé avec le bacille rouge est incolore à 30-35°, et se colore en rouge à la température ordinaire. La cause en est très simple. Aux températures voisines de l'optimum, la multiplication des bâtonnets est très active, et par suite la production d'acide est très abondante au point d'empêcher la formation du pigment. A la température ordinaire, l'augmentation d'acidité est beaucoup plus lente et ne contrarie pas le développement de la substance chromogène.

L'influence des acides sur le bacille rouge nous explique aussi pourquoi il reste incolore dans les liquides additionnés de sucres, de mannite, de glycérine ou d'autres corps qui favorisent la production de l'acide particulier à ce microbe.

Wasserzug (¹), qui avait observé la même influence des sucres sur le *Bacillus pyocyaneus*, le *M. prodigiosus* et d'autres espèces, croyait à l'action directe des sucres sur le pouvoir chromogène de ces bactéries. Le même auteur avait vérifié cette observation faite par Hueppe (²), que le *Bacillus cyanogenus* (du lait bleu), devenu incolore dans les liquides à la suite de cultures sur les milieux solides, redevient coloré par des cultures successives dans des liquides d'acidité progressivement croissante. A la suite de ces observations, on était porté à admettre que l'acidité est toujours favorable à la production du pigment par les bactéries chromogènes. Les faits relatifs à la coloration du bacille rouge montrent que cette opinion n'est pas complètement exacte. Il convient de distinguer au sujet des acides : 1° leur action sur la végétation des bactéries chromogènes et indirectement sur la coloration des cultures; 2° l'action directe des acides sur la production de la matière colorante; 3° l'action de l'acide sur l'intensité du pigment déjà formé. Enfin, il y a une quatrième action dont il convient de tenir compte : c'est l'influence des acides sur le pouvoir chromogène, influence qui avait été signalée par Hueppe et Wasserzug.

Chez le bacille rouge, on peut aussi obtenir des races qui sont colorées dans les liquides légèrement acides. Il suffit de débuter par des cultures dans du bouillon avec 1 pour 10000 d'acide tartrique, et de passer ensuite dans des bouillons à $^1/_{5000}$, $^1/_{2500}$ et même $^1/_{1000}$ du même acide. Le bouillon devient alors très vivement coloré. Ceci nous prouve une fois de plus l'importance qu'il faut attacher à l'éducation donnée à une race de microbes par une suite de cultures faites dans des conditions particulières.

(¹) *Annales de l'Institut Pasteur*, t. I, p. 587, 1887.

(²) Hueppe, *Arbeit. a. d. Kais. Gesund.*, t. II, p. 353, 1884.

IV

INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE ET DE L'ACIDE CARBONIQUE SUR LA FONCTION CHROMOGÈNE DU BACILLE ROUGE.

J'ai indiqué précédemment la différence que présentent à 25-35° et à 10-25° les cultures du bacille rouge sur Pomme de terre. Il en est de même des cultures sur gélose, avec cette légère différence, qu'elles sont, à 30-35°, d'abord rose pâle, et ensuite rouge brique.

Sur Pomme de terre, à une température voisine de l'optimum, les colonies sont d'un rouge pourpre violacé, qui rappelle la couleur du sang veineux. A la température ordinaire, les colonies sont le plus souvent d'un rouge orangé qui devient plus tard rouge carmin.

Quelle est la cause qui détermine cette variation? Est-ce une question de race, ou bien n'est-ce qu'un effet dû aux conditions de culture? Jusqu'à un certain point, on peut dire qu'il y a ici intervention des phénomènes d'hérédité, en ce sens que l'on peut exalter la différence de coloration par des cultures successives à la température ordinaire. Mais ils sont dominés par d'autres influences, et voici ce qui le prouve jusqu'à l'évidence. Une culture du bacille rouge est faite à 35°; après quarante-huit heures, elle est rouge violacé et je la mets à 18°. Vingt-quatre heures plus tard, elle est devenue rouge carmin à la surface de ses colonies. Replacée à 35°, elle est de nouveau rouge violacé après un jour, et redevient encore rouge carmin à 18° vingt-quatre heures plus tard. Enfin, un cinquième et dernier changement modifie la coloration d'une partie des colonies dans les vingt-quatre heures suivantes. Au bout de cinq jours, toutes étaient redevenues rouge violacé.

Il importe de remarquer que ces changements de teinte provoqués par la température n'intéressent que la couche superficielle des colonies. Les couches profondes restent rouge violacé; au début de la culture, elles sont parfois plus claires, mais ne tardent pas à devenir plus foncées.

Aussi longtemps que la culture n'est pas trop âgée, sa coloration est sensible à l'influence de la température.

Au lieu de placer les cultures colorées en rouge carmin à l'étuve à 35° pour leur donner la teinte violacée, on peut arriver au même résultat par l'exposition à un soleil modéré pendant cinq ou six heures. Cette observation m'avait fait supposer que les changements de coloration du bacille rouge étaient d'ordre chimique. De prime abord, j'avais cru qu'il y avait oxydation d'une matière associée au pigment, et que, par suite de cette action, celui-ci devenait plus foncé.

Le mécanisme qui intervient dans cette circonstance est beaucoup plus simple.

A l'intérieur de tubes avec tranches de Pomme de terre recouvertes de colonies rouge violacé du bacille de Kiel, j'ai introduit de l'acide carbonique. Les colonies ont conservé leur teinte à 18-20°, sans jamais présenter le moindre îlot rouge carmin. Au contraire, les colonies rouge carmin des cultures sur Pomme de terre et sur gélose faites à 18-20°, deviennent, dans l'acide carbonique, d'un rouge violacé très foncé après dix à quinze heures de séjour à 30-35°. La coloration est beaucoup plus intense que dans les cultures au sein de l'air faites à la même température.

Ni l'hydrogène ni le vide n'exercent la même influence que l'acide carbonique sur la matière colorante du bacille rouge. C'est donc ce dernier gaz qui lui donne la coloration violacée. Peut-être y a-t-il intervention d'une substance particulière, mais il est tout aussi admissible que c'est la matière colorante elle-même qui se combine avec l'anhydride carbonique. Dans cette dernière hypothèse, on ne pourrait mieux comparer le rôle de ce gaz qu'à celui de l'oxygène sur l'hémoglobine du sang, avec cette différence que, dans le sang, c'est une teinte moins foncée qui résulte de la combinaison.

L'action de l'anhydride carbonique sur la fonction chromogène du bacille rouge permet d'expliquer certaines particularités que j'ai signalées dans les pages précédentes. Il arrive que des cultures soient colorées en rouge violacé à 18-20°; ce sont des races très vigoureuses, au point de produire des bulles gazeuses qui boursouflent les colonies. Je n'ai pu déterminer les conditions dans lesquelles ces races se produisent; d'ailleurs, elles ne sont pas fixes et, dans leur descendance, il se produit plus ou moins rapidement des colonies rouge carmin sur Pomme de terre.

Lorsqu'on a des colonies douées d'une grande vitalité, la production d'acide carbonique est très active, et toute l'épaisseur de ces colonies est rouge pourpre violacé. Au contraire, à une végétation plus lente correspond une respiration moins énergique, et le pigment n'est violacé que dans les couches profondes, là où la diffusion des gaz se fait avec peine. A la surface, cette diffusion atteint son maximum et les colonies y sont colorées en rouge carmin.

Quant à la coloration rouge violacé que présentent toutes les cultures aux températures voisines de l'optimum, elle s'explique par l'intensité des phénomènes respiratoires, et par une émission abondante d'acide carbonique. Les colonies développées à 30-35°, placées ensuite à 20°, perdent leur coloration violacée pour devenir rouge carmin, parce que la respiration diminue et permet à la couche superficielle de perdre l'excès d'acide carbonique.

La différence de teinte des colonies aux diverses températures est moins manifeste dans les cultures en tube de gélatine que sur Pomme de terre ou sur gélose. Elle n'existe pas dans les milieux liquides, ce que j'attribue à la facilité avec laquelle les matières s'y mélangent; en outre, ces milieux sont bientôt saturés d'acide carbonique. Cependant, il se produit parfois de petits îlots rouge carmin a la surface d'une couche de gélatine, liquéfiée et vivement colorée par le bacille rouge.

Dissoute dans l'eau ou dans l'alcool, la substance rouge carmin des cultures à 18-20° donne une coloration plus pâle que la matière violacée des cultures à 30-35°. On ne s'en aperçoit pas si l'on a soin d'éviter le mélange de la couche superficielle moins foncée et des couches profondes saturées d'acide carbonique.

V

ACTION DE LA LUMIÈRE SUR LE BACILLE ROUGE.

Le bacille est particulièrement sensible à l'action de la radiation solaire.

Le 6 juillet 1889, trois cultures que je venais de préparer sur Pomme de terre, ont été exposées dans une direction perpendiculaire aux rayons lumineux. La matière rouge ne résiste pas à une très vive insolation et se décolore. Un soleil moins ardent la respecte, mais influe néanmoins sur la race. Les trois cultures du bacille rouge furent retirées, l'une après une heure d'insolation, l'autre après trois heures et la troisième après cinq heures ; toutes les trois furent placées à l'étuve à 33°.

La culture exposée au soleil pendant une heure a donné des colonies blanches et un petit nombre de taches roses. Celle qui avait subi l'influence solaire pendant trois heures a produit des colonies incolores, sauf quelques-unes qui étaient rose pâle. Cinq heures d'insolation avaient stérilisé la troisième culture.

Les colonies blanches des deux premières cultures ont été ensemencées sur tranches de Pommes de terre placées à l'étuve à 33°. La coloration rose se développa dans presque toutes les colonies issues de la culture exposée pendant une heure au soleil. Sauf quelques exceptions, toutes les colonies qui provenaient de la semence insolée pendant trois heures étaient restées incolores. Au troisième passage sur Pomme de terre de ces colonies, il n'y eut plus la moindre trace de coloration rouge. Nous verrons bientôt que cette variation s'est maintenue intacte dans des conditions déterminées. La lumière avait modifié la physiologie du bacille au point d'en faire une race décolorée des plus stables, capable de garder indéfiniment l'impression de la radiation solaire.

L'expérience a été répétée plusieurs fois avec le même succès. Il n'est pas nécessaire que la lumière soit très ardente pour déterminer la perte du pouvoir chromogène chez le bacille rouge. J'ai vu des cultures, exposées au soleil pendant trois, quatre ou six heures en septembre et octobre, donner aussi un mélange de colonies blanches et roses. Celles-ci étaient plus nombreuses que dans les cultures insolées pendant l'été. Quant aux colonies blanches, leur descendance avait une tendance assez prononcée à retourner au type originel ; néanmoins, j'ai pu en obtenir des races absolument décolorées. Le peu de stabilité des variations incolores obtenues en automne est la conséquence d'une radiation insuffisante et se conçoit sans difficulté.

Des cultures du bacille rouge faites à 18-20°, et qui avaient la teinte rouge carmin, ont donné également des races incolores à la suite d'une insolation suffisante.

Dans toute culture dont la semence a été exposée au soleil, on observe toujours des colonies entièrement blanches et d'autres d'un rouge plus ou moins pâle. Il faut attribuer ces différences à l'inégale sensibilité des germes vis-à-vis de la lumière. Un autre facteur entre également en jeu : c'est la différence d'action de la radiation par suite de causes accidentelles, comme les impuretés qui recouvrent çà et là le verre, ainsi que l'inégale épaisseur de la couche de semence sur la tranche de Pomme de terre.

Un certain nombre d'essais ont été faits pendant le mois d'octobre 1889 et le mois de juillet 1890, dans le but de déterminer le rôle que joue l'oxygène dans les phénomènes en cours d'étude, et la nature des rayons qui influent sur la perte de la fonction chromogène chez le bacille rouge. Des tubes de culture ont été exposés au soleil après avoir été vidés d'air ou remplis d'hydrogène ou d'acide carbonique. Il résulte de ces essais que l'action de la lumière sur le bacille rouge se fait surtout sentir en présence de l'air; c'est alors seulement qu'il se produit des races décolorées d'une manière durable.

Dans le but de rechercher l'influence propre aux diverses régions du spectre, j'ai eu recours à des écrans constitués par des solutions saturées d'alun, de bichromate de potassium, de sulfate de cuivre ammoniacal et de sulfate de quinine. Les solutions qui servaient d'écrans avaient 15 millimètres d'épaisseur.

Sous l'alun, le bacille est impressionné aussi vivement qu'à la lumière directe; il en est à peu près de même sous la solution de sulfate de quinine. Ce sont donc les rayons lumineux du spectre qui ont l'action prépondérante sur le bacille rouge. Cependant, les cultures dont les semences avaient été exposées au soleil sous la solution de bichromate de potassium n'en avaient gardé aucune modification bien apparente. Sous le sulfate de cuivre, la perte du pouvoir chromogène était un peu plus marquée. Il semble que toutes les radiations lumineuses interviennent dans la destruction du pigment et la production de races incolores chez le bacille rouge, mais que le maximum d'action appartienne à la partie la plus réfrangible de ces radiations.

VI

PROPRIÉTÉS DE LA VARIÉTÉ INCOLORE DU BACILLE ROUGE.

La variété incolore du bacille rouge, obtenue sous l'influence de la lumière, ne diffère du type ni par la taille des bâtonnets, ni par la rapidité du développement.

Sur lame de gélatine, les colonies ont le même aspect que celles du type originel; celles qui sont superficielles se colorent à 18-20°, en rouge pâle. Il en est de même en tube de gélatine à la température ordinaire.

Au contraire, les cultures sur gélose et surtout sur tranches de Pomme de terre, placées à l'étuve à 25-35°, restent complètement incolores. A cette température, le type originel est toujours rouge violacé.

Trente-deux cultures successives de la race incolore ont été faites sur Pomme de terre à la température indiquée. *Jamais* il n'est apparu la moindre trace de coloration.

Dans les liquides nourriciers, la constance de la même variété n'est pas moins remarquable. A la température ordinaire, de même qu'à l'étuve à 30-35°, le bacille demeure incolore, non seulement dans le bouillon, mais dans tous les mélanges qui se sont montrés le plus favorables à la production du pigment, tels que les albuminoïdes, la peptone, les sucres en solution alcaline, le lactate de calcium.

La culture dans des bouillons de plus en plus acides ne rend pas la fonction chromogène au bacille décoloré, comme cela se fait pour le bacille du lait bleu.

Dans le lait, il reste incolore à toutes les températures. La coagulation, sous l'influence de l'acidité, se produit tout aussi rapidement que dans les cultures du bacille rouge typique.

Quel que soit le milieu de culture où le bacille s'est maintenu incolore (Pomme de terre ou gélose à 30-35°, bouillon, lait, mélanges nutritifs), la matière colorante reparaît toujours quand on le reporte sur tranches de Pomme de terre, à une température comprise entre 10 et 25°. La coloration est tout aussi vive que celle du type placé dans les mêmes conditions. Mais le retour de la fonction chromogène n'est pas définitif : dès que la race se retrouve dans les conditions indiquées plus haut, elle donne de nouveau des cultures tout à fait incolores. J'ai fait une douzaine de cultures successives sur Pomme de terre, alternativement à 18-20° et à 30-35°, sans jamais avoir vu une colonie incolore à 18°, ni une trace de coloration à 35°.

Une colonie née à haute température ne devient pas colorée si on la porte ensuite à basse température. Lorsque la Pomme de terre n'est pas complètement recouverte, on voit un bord rouge se former autour des colonies incolores. Inversement, une culture rouge à 18-20° ne se décolore pas à 35° ; elle devient plus violacée par suite de l'activité des phénomènes respiratoires. Si la croissance continue, les nouvelles formations sont tout à fait incolores.

La variété artificielle du bacille rouge se distingue donc par l'absence de coloration dans les milieux de culture liquides les plus divers à toutes les températures ; par le même caractère dans les cultures sur tranche de Pomme de terre et sur gélose à 25-35°, et par une coloration rouge très pâle dans le bouillon gélatinisé. Elle ressemble au type dont elle provient, par la forme de ses bâtonnets et de ses colonies, et surtout par l'identité de coloration sur Pomme de terre et sur gélose aux températures inférieures à 25°. Ces propriétés sont complètement stables depuis plus d'un an, malgré les nombreux passages subis par la variété incolore dans les milieux les plus différents.

Par le chauffage à 56 et à 63°, pendant cinq minutes, de semences de la variété incolore conservées pendant trois mois, j'ai obtenu une variété qui reste incolore, à toutes les températures, sur tranches de Pomme de terre. Cette nouvelle variété est fort débile et peut être considérée comme le produit d'une véritable dégénérescence.

Quant au bacille rouge typique, il résiste à 63° sans présenter d'altération ni dans la coloration ni dans la vigueur du développement. Le chauffage à 70°, et pendant cinq minutes, le tue de même que la variété incolore.

Je ferai remarquer en terminant l'importance du retour de la fonction chromogène sur tranche de Pomme de terre à la température ordinaire comme preuve de la pureté de mes cultures. A défaut de cette preuve, on aurait pu m'objecter que le bacille que j'ai étudié a été peu à peu remplacé accidentellement par une autre espèce dans la série de mes essais. Je me suis ainsi trouvé en mesure de rattacher directement la nouvelle race décolorée au type primitif. Mais on peut facilement concevoir des cas de variations qui n'ont plus d'attache avec leurs types originels. Et ceux qui les étudient seraient naturellement conduits à les considérer comme des formes spécifiques. Seules, des études expérimentales suffisamment variées pourront nous éclairer sur ces variations des Bactéries.

Il me semble, en outre, que quelques notions solidement établies sur des faits du même ordre, seraient de nature à appuyer des idées qui tendent de plus en plus à se faire jour dans la science des microbes pathogènes. Supposons, en effet, pour fixer les idées, que le bacille rouge de Kiel soit pathogène et qu'il doive sa virulence à sa matière colorante. On serait naturellement porté à le considérer comme différent d'un bacille saprophyte qui lui ressemblerait en tout sauf dans sa fonction chromogène. Celui-ci serait considéré comme inoffensif, jusqu'au jour où l'un de ces hasards de la vie de laboratoire aurait mis un expérimentateur sur la voie de la transformation de la race saprophyte en race pathogène. Dans notre hypothèse, par la culture sur Pomme de terre à basse température, la première deviendrait capable de produire la substance toxique; elle serait devenue virulente.

Si l'étude des conditions de ce retour à la virulence n'a pas encore été abordée, il est déjà permis de prévoir sa possibilité, et d'envisager le vaste champ qu'elle fournira aux investigations dans un avenir peut-être rapproché. Les relations étroites signalées dans le dernier numéro des *Annales de l'Institut Pasteur* (vol. IV, p. 409), par MM. Roux et Yersin, entre le bacille pseudo-diphtérique et le bacille diphtérique vrai, en fournissent un remarquable exemple.

Assurément, le transformisme indéfini des Bactéries rêvé par l'ancienne école polymorphiste n'est qu'une chimère. Mais quel vaste champ de recherches reste à explorer dans la voie des variations physiologiques des microbes !

Travail fait au Laboratoire de chimie biologique de la Sorbonne.

NOTE
SUR
QUELQUES MUCÉDINÉES
DE LA FLORE DE BELGIQUE

PAR

A. DE WÈVRE (¹)

On range sous le nom de Mucédinées simples (²) tous les Champignons filamenteux se développant à la surface des matières vivantes ou inanimées et produisant des spores externes.

On admet généralement que ces organismes ne sont que des formes conidiennes d'autres Champignons, appartenant soit à des Ascomycètes, soit à des Hyménomycètes, ou à des Mucorinées. Pour certains d'entre eux, on sait avec certitude que ce ne sont que des formes conidiennes : tels sont, par exemple, les *Aspergillus* et les *Penicillium;* mais pour le plus grand nombre, on n'a que de très vagues idées ou même on ne connaît rien touchant leur autonomie. Pour ma part, je crois que certaines Mucédinées ne se présentent que sous un seul état, et je pense qu'il sera impossible de les rattacher à une forme ascomycète.

Tel pourrait bien être le cas des *OEdocephalum*, dont je n'ai pu trouver de formes ascomycètes, bien que je les aie cultivés pendant assez longtemps, en grande masse, sur crottin de Cheval.

(¹) Cette note a paru dans le *Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique,* t. XXVIII, 2ᵉ partie, p. 128, 1889.

(²) COSTANTIN, *Les Mucédinées simples.*

Il se peut très bien que certaines Mucédinées ou n'aient jamais eu que la forme conidienne, ou que les formes ascomycètes et autres, ne leur étant d'aucune utilité, se soient à jamais perdues.

Ayant trouvé quelques *OEdocephalum* et *Rhopalomyces* nouveaux pour la Belgique, je les ai étudiés, et ce sont les remarques et observations faites à leur sujet que je vais exposer; je crois bon d'y joindre une description aussi complète que possible et d'indiquer la place que l'on est convenu de leur accorder actuellement dans la classification. C'est au premier des quatre grands groupes de Mucédinées de Costantin que se rapportent les Champignons dont je vais parler, c'est-à-dire à celui où les spores sont insérées sur un appareil spécial en forme d'ampoule arrondie ou sphérique.

Ce premier groupe renferme plusieurs genres, entre autres les deux genres *Rhopalomyces* Corda et *OEdocephalum* Preuss.

Les *Rhopalomyces* sont constitués par un mycélium fin (1 μ), sur lequel se dressent des filaments non cloisonnés, terminés à leur extrémité par un renflement sphérique dont la surface est hérissée de pointes portant des spores allongées noirâtres.

Ainsi délimité par Costantin, ce genre ne contient plus que les trois espèces suivantes : *R. elegans* (Corda), *R. nigripes* (Cost.), *R. Cucurbitarum* (Berk. et Br.). D'après Van Tieghem, ces Champignons posséderaient des stylospores, ce qui les rapprocherait des Mucorinées. Le *Rhopalomyces elegans*, que j'ai observé, ne me les a pas présentés.

Les *OEdocephalum* sont très voisins des *Rhopalomyces;* ils s'en distinguent par un mycélium rampant, à filaments larges et cloisonnés. Les filaments fructifères qui en naissent, sont terminés par un renflement en massue ou en sphère. Sur cette dilatation se trouvent de petites verrues auxquelles viennent s'attacher des spores incolores ou peu colorées.

Saccardo (1) indique quatorze espèces comme appartenant au genre *OEdocephalum*.

---

(1) Saccardo, *Sylloge Fungorum*.

Voici la description, ainsi que quelques recherches sur deux *OEdocephalum.*

Œdocephalum fimetarium (Riess.) Sacc., *Haplotrichum fimetarium.* — Ce Champignon a été trouvé à diverses reprises sur crottin de Cheval. Il forme sur ceux-ci de petits amas blanchâtres ou des sortes de guirlandes qui s'accrochent aux Mucors.

Examiné au microscope, on y reconnaît la présence d'un mycélium incolore, cloisonné, à filaments assez épais, d'où partent des tubes conidifères. Souvent les filaments sont placés à deux l'un à côté de l'autre, ou bien l'un des filaments présente à sa base un renflement d'où part une deuxième branche.

Les tubes conidifères sont dressés, cespituleux, hyalins, d'une hauteur de 200 à 250 μ, pourvus de cloisons ayant un épaississement central.

Ils se terminent par un renflement sphérique, incolore, revêtu sur toute sa surface de petites éminences, points d'attache des spores et dont l'ensemble (renflement et spores) forme une tête sphérique. Les dimensions des filaments sont : à la base de 10 à 14 μ et au voisinage du renflement de 4 à 7 μ. Celui-ci mesure de 17 à 28 μ, généralement 17 μ 85 en hauteur.

Les spores sont incolores ou un peu jaunâtres, hyalines, elliptiques, allongées, mesurant 8 μ en longueur sur 3 μ de large.

Œdocephalum glomerulosum (Bull.) Sacc., *Haplotrichum glomerulosum* (Bull.), *Mucor glomerulosus, OEdocephalum elegans* (Preuss).

Le petit Champignon que je vais décrire m'a présenté des caractères qui me le font rapporter à l'*OE. glomerulosum* (Bull.), bien qu'il soit plus grand.

Son mode de vie ainsi que son habitat sont identiques à ce que nous avons dit de l'*OEdocephalum fimetarium;* comme celui-ci, il forme sur crottin de Cheval de petites touffes, seulement elles sont plus élevées et leur taille peut atteindre 1 millimètre.

Le mycélium est formé de tubes épais assez larges, incolores, d'où s'élèvent des filaments conidifères à peu près incolores, cylindriques, larges de 7 à 8 μ, pourvus de cloisons à épaississement central très net.

Cette espèce permet d'observer très bien ce genre de cloison, assez fréquent du reste chez les Champignons. Ce sont des membranes en verre de montre dont le centre est occupé par un épaississement plus ou moins marqué suivant les espèces; cet épaississement se produit des deux côtés de la cloison.

Le tube précédemment décrit présente à son extrémité un renflement en forme de ballon, dont la surface est garnie d'éminences au sommet desquelles les conidies viennent s'insérer. La hauteur de ce renflement est de 35 μ.

Les conidies, assez nombreuses et peu colorées, forment une tête sphérique: elles sont soit ovales, soit plus ou moins piriformes; leurs dimensions varient de 17 à 25 μ en longueur.

J'ai pu observer toutes les phases de la formation de ces conidies. Voici comment les choses se passent. Sur le mycélium, on voit une protubérance prendre naissance; celle-ci s'allonge jusqu'à ce qu'elle ait la grandeur voulue, puis alors elle renfle son extrémité en ballon. Sur le renflement ainsi constitué, les spores se forment par bourgeonnement; on y aperçoit tout d'abord de très petites sphères pédicellées qui, dans la suite, augmentent de volume, s'allongent et construisent leur pédicelle; en même temps, la conidie acquiert sa forme et son volume définitifs.

Cette espèce m'a aussi servi à faire quelques recherches sur les noyaux.

Les tubes conidiens placés pendant un certain temps dans de la picronigrosine, puis traités successivement par l'alcool, l'essence de girofle et finalement inclus dans le baume, m'ont montré de très petits corps colorés en bleu, que je considère comme étant des noyaux.

Ils sont fort petits (1 μ), ovales, à plusieurs dans une cellule et plongés dans le protoplasme qui tapisse le tube.

Dans les spores, il paraît n'y avoir qu'un seul de ces petits corps.

Rhopalomyces elegans (Corda), *Haplotrichum elegans* (Corda).

J'ai rencontré ce joli petit Champignon sur des crottins de Chèvre.

Bien qu'il n'ait pas plus d'un millimètre de hauteur et que ses filaments soient épars sur le substratum, on le remarque assez facilement grâce à la tête noire relativement forte qui termine le filament. Le tube conidifère, incolore, hyalin, cylindrique, non cloisonné, d'un diamètre de 15 à 20 μ, se termine, d'une part, par une sorte de système radiculaire formé de quelques filaments incolores et cloisonnés, d'autre part, par un renflement globuleux, incolore, dont la hauteur est de 53 μ et la largeur de 50 μ.

La surface du renflement est hérissée d'une quarantaine de pointes ayant jusqu'à 7 μ de longueur et servant à l'insertion des spores. Ces spores sont remarquables par leurs dimensions extraordinairement grandes : j'en ai mesuré dont la longueur allait jusqu'à 57 μ sur 27 μ de large.

Elles présentent la forme ellipsoïde et, lorsqu'elles sont bien mûres, elles ont une teinte brun noirâtre très caractéristique. On remarque habituellement sur ces spores un enfoncement qui disparaît après quelques minutes de séjour dans l'eau. J'ai essayé de faire germer ces spores, mais malheureusement je n'ai pu y parvenir; elles ne se développent ni dans l'eau, ni dans une solution de glucose, ni dans une décoction de crottin de Cheval.

Peut-être doivent-elles préalablement passer par le corps d'un Animal, comme c'est le cas pour les *Ascobolus*.

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

SUR

LE PHYCOMYCES NITENS (KUNZE)

PAR

A. DE WÈVRE (1).

Ce Champignon fut trouvé pour la première fois en 1817 par C. Agardt (2), qui, à cause de sa coloration verte, le prit pour une algue et lui donna le nom d'*Ulva nitens*. Il fut ensuite retrouvé par Kunze (3), qui le plaça parmi les Champignons et l'appela *Phycomyces nitens;* cet auteur le considérait comme un *Aspergillus*. Ce fait fut démontré inexact par Berkeley (4), qui, remarquant la similitude de cet organisme avec le *Mucor*, l'incorpora dans ce genre.

Quelques autres botanistes le rencontrèrent encore et le décrivirent sous différents noms.

Tous les mycologues précités avaient trouvé le *Phycomyces* sur des substances imbibées d'huile ou des corps gras; Carnoy (5) le rencontra à Rome sur un excrément humain et fit sur cet organisme un très long travail. Il le désignait sous le nom de *Mucor romanus.*

---

(1) Ce travail a paru dans le *Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique*, t. XXIX, 2e partie, pp. 107-125, 1891.

(2) C. AGARDT, *Synopsis Algarum Scandinaviae*, 1817, p. 46; IDEM, *Species Algarum*, 1823, I, p. 425.

(3) KUNZE UND SCHMIDT, *Mykologische Hefte*, II, 1823, p. 113.

(4) BERKELEY, *Outlines*, pp. 28 et 407.

(5) CARNOY, *Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique*, t. IX, n° 2, p. 157, 1870.

L'étude de ce Champignon fut ensuite reprise par Van Tieghem [1], qui vérifia et corrigea les recherches de ses prédécesseurs, en y ajoutant des détails nouveaux et en indiquant ses zygospores. Il le sépara du genre *Mucor* pour le rapporter au *Phycomyces nitens.*

Aujourd'hui ce Champignon, quoique toujours rare dans la nature, se voit dans presque tous les laboratoires de physiologie, où il est employé pour la démonstration d'un grand nombre de phénomènes; je citerai l'hydrotropisme, l'héliotropisme, le géotropisme, la croissance, etc.

Cultivé en grande masse, ce Champignon forme des touffes d'une teinte vert bleuâtre plus ou moins foncé et d'une hauteur qui est généralement de 7 ou 8 centimètres, mais qui peut atteindre 15 à 20 centimètres et même, d'après Van Tieghem, 30 centimètres, dimension à laquelle je n'ai jamais pu arriver, même avec des milieux identiques à ceux employés par cet auteur.

Ce cryptogame est constitué par un mycélium d'où s'élèvent des tubes portant à leur extrémité une sporange contenant des spores. Prenons maintenant une spore et observons ce qui se passera si nous la plaçons dans un milieu nutritif convenable.

Pour cela, nous pouvons la mettre soit dans une goutte de décoction de pruneaux, soit sur une plaque gélatinée, ce qui me semble encore plus commode.

Dans ces conditions, la spore se décolore et, absorbant de l'eau, se gonfle très fortement ; bientôt elle envoie de l'une de ses extrémités, ou de toutes les deux, une branche hyaline qui s'allonge fortement et produit sur tout son parcours des branches secondaires, lesquelles se ramifient à leur tour et finalement donnent naissance à un système très ramifié, ce qui est évidemment très

---

(6) VAN TIEGHEM et LE MONNIER, *Annales des sciences naturelles*, 5e série, t. XVII, p. 284.

favorable à l'exploitation du substratum. Ce mycélium présente certains rameaux renflés en massue; ce genre de production est surtout abondant dans les cultures sur plaques gélatinées avec moût de bière. Ces renflements mycéliens donnent habituellement naissance à des radicelles, plus rarement à des filaments fructifères. Ils sont quelquefois remplis d'un protoplasme granuleux et parfois une cloison les sépare de la branche mère, ce qui permettrait de les considérer comme des sortes de chlamydospores mycéliennes dépourvues de stade de repos.

Si l'on examine les plus gros rameaux du mycélium à un fort grossissement, on voit que le protoplasme interne est animé d'un mouvement assez rapide; c'est un spectacle vraiment curieux que de voir ce protoplasme s'écouler comme l'eau d'un ruisseau en charriant d'innombrables petits granules.

Les tubes sporangifères apparaissent sur le mycélium sous forme de protubérances qui s'allongent, sortent du milieu nutritif et viennent à l'air. Si le substratum est solide, le deuxième ou le troisième jour (suivant la température), on constate qu'il est recouvert d'un mycélium, d'où partent des filaments dressés, d'un blanc sale, terminés en pointe, d'une hauteur de 10 à 15 millimètres.

A ce stade, la croissance s'arrête, chaque hyphe renfle alors son extrémité en une petite sphère arrondie. Ce renflement prend d'abord une teinte jaune qui s'accentue de plus en plus et finit par être d'un jaune doré; le restant du filament, jaune dans le voisinage du sporange, commence à prendre une légère teinte verdâtre qui arrive à son maximum d'intensité vers la base. En même temps que le sporange se forme, la columelle se développe, et les spores y apparaissent lorsqu'elle est achevée. La croissance du Champignon reste stationnaire pendant toute la durée de la formation du sporange; une fois celle-ci achevée, le *Phycomyces* se remet à croître avec une rapidité beaucoup plus grande que dans la période d'allongement précédente. Ce développement rapide se continue pendant quelques jours, après quoi il se ralentit pour s'arrêter définitivement; cet arrêt survient au bout de sept, huit, douze et même quinze jours, selon le milieu et la température; notre Champignon a alors acquis sa taille maximum.

Si nous l'examinons à ce moment, nous constatons que les filaments fructifères sont simples, non cloisonnés, d'une couleur bleu verdâtre plus ou moins foncé, dont l'intensité augmente encore avec l'âge et varie avec le milieu, comme je le démontrerai dans la suite de ce travail.

Ses dimensions en longueur varient énormément, suivant la nature des substratums sur lesquels il se développe. Sur pain, il a habituellement 8 ou 9 centimètres de hauteur, mais en additionnant le pain de diverses substances nutritives, on peut lui faire atteindre 15 à 20 centimètres. Van Tieghem a vu sa taille s'élever à 30 centimètres sur laque de cochenille. La largeur des filaments varie d'un individu à l'autre et elle n'est pas la même à toutes les places d'une même tige, car le tube, large à la base, s'amincit en se rapprochant du sporange. Voici les dimensions qui se constatent le plus fréquemment :

Base du filament	160 μ
Un peu plus haut	150 μ
Voisinage du sporange. . . .	60 μ

Lorsque le sporange est près d'atteindre son volume définitif, la columelle s'y forme et s'y développe; enfin, quelques heures après l'apparition de la columelle, la croissance du sporange finit ; c'est alors que la division en spores s'y effectue et qu'il acquiert son état de maturité complète.

Pendant le temps que les spores formées mûrissent, la couleur du sporange se modifie ; de jaune qu'elle était, elle devient brunâtre pour être finalement d'un brun noirâtre à la maturité.

Le sporange n'est pas déhiscent comme celui de certains *Mucor*, mais il est diffluent, c'est-à-dire qu'il absorbe de l'eau et se transforme en une masse semi-liquide dans laquelle la membrane sporangiale et la matière intersporaire disparaissent ; de sorte qu'à un moment donné on n'observe plus de membrane. Les sporanges du *Phycomyces* sont globuleux, leur dimension est ordinairement de 1 millimètre, quelquefois davantage.

La columelle est habituellement remplie d'un protoplasme granuleux, jaunâtre; sa forme la plus habituelle est celle d'un cylindre déprimé vers son milieu (forme de violon, panduriforme); parfois, surtout les filaments malingres, présentent une columelle cylindrique ou ovoïde.

Les sporanges renferment un très grand nombre de spores : d'après Van Tieghem jusqu'à 80,000. Ces spores sont elliptiques, allongées, parfois un peu aplaties sur l'un des côtés, hyalines ou légèrement jaunâtres quand elles sont isolées et d'un jaune brunâtre quand elles sont en grand nombre. Leurs dimensions varient entre 17 μ 85 et 22 μ, très souvent 21 μ en longueur; leur largeur est comprise entre 8 et 15 μ.

Toute cette description s'applique au *Phycomyces* normal, tel qu'il se présente sur du pain humide; nous allons maintenant examiner l'aspect qu'il prend sur d'autres milieux, ainsi que les anomalies qu'il peut présenter.

Carnoy et Van Tieghem avaient déjà fait quelques observations au sujet de l'influence du milieu; j'ai revérifié les faits avancés par ces auteurs et j'ai fait des recherches nouvelles qui prouvent que le milieu a une très grande influence sur la forme, la couleur, la taille, le port et l'aspect du Champignon.

Les milieux employés sont : les substances solides, liquides et semi-liquides.

Comme liquides, j'ai fait usage de la décoction de pruneaux, de jus de citron, de diverses décoctions de crottins, de solutions de sucre et de glucose, de liquides nutritifs minéraux, etc.

Semées dans l'eau distillée ou dans l'eau ordinaire, les spores ne germent jamais; dans l'eau distillée sucrée (8 °/₀), on obtient une germination, mais elle ne continue pas. Cela est dû au manque d'aliments.

Dans les solutions concentrées de glucose (8 °/₀) faites avec de l'eau ordinaire, les spores développent quelques branches mycéliennes qui se remplissent bientôt d'un protoplasme granuleux, puis, une douzaine de jours après l'ensemencement, produisent deux ou trois sporanges. Ces productions avaient environ 250 μ de hauteur et se terminaient par un sporange brunâtre, renfermant une douzaine de spores de 10 μ de longueur. Ce faible développement était sans doute dû au manque d'azote. J'ai aussi fait quelques essais avec de l'eau ordinaire stérilisée, additionnée des diverses substances suivantes : acide oxalique 1 °/₀, chloral 1 °/₀, chloral 0.5 °/₀, acide tartrique 1 °/₀, sucre de glycose 8 °/₀.

L'acide oxalique n'a pas permis la germination ; au bout de quelques jours, les spores étaient plasmolysées, ce qui indiquait que la concentration était trop forte. Le chloral à 1 °/₀ et celui à 0.5 °/₀ n'ont rien donné, mais il n'y a pas eu plasmolyse.

Avec l'acide tartrique à 1 °/₀, les spores n'ont pas germé, mais par contre du *Penicillium glaucum* s'y est parfaitement bien développé.

La solution de sucre seule a donné des résultats, mais, comme je l'ai dit plus haut, ils étaient bien maigres. Les décoctions de pruneaux et d'autres permettent la germination, mais ne donnent jamais d'aussi beaux résultats que les milieux solides, même les plus mauvais.

Les aliments solides expérimentés sont le pain, seul ou additionné de liquides nutritifs divers, différentes gélatines, l'agar-agar, du foie de bœuf, des rondelles de carotte, de citron, de pomme de terre, de la fécule de pomme de terre, différents excréments (Chien, Cheval, Mouton), etc.

Sur pain simplement mouillé, les *Phycomyces* acquièrent, après une huitaine de jours, leur développement maximum (si la température est d'au moins 14°) ; ils présentent alors tous les caractères précédemment indiqués : couleur d'un vert bleuâtre foncé, taille de 8 ou 9 centimètres.

Si nous prenons une pincée des filaments qui recouvrent immédiatement le pain, nous trouvons un très grand nombre de *Phycomyces* anormaux ; ce sont de petits avortons dont la présence avait déjà été constatée par Carnoy et Van Tieghem. L'humidité m'a paru en augmenter considérablement le nombre ; toutefois on les trouve dans toutes les cultures, aussi bien sur gélatine que sur pain, et dans toutes les conditions. Leur apparition a lieu soit tout au commencement du développement, alors que le mycélium n'est pas encore suffisamment formé pour pouvoir absorber une grande quantité d'aliments, soit à la fin lorsqu'il est épuisé. Je les ai également vus se former sur une plaque de gélatine placée dans une atmosphère d'anhydride carbonique. Les spores germant dans les liquides ne donnent souvent pas lieu à autre chose. Ces *Phycomyces* avortés sont très petits ; souvent ils n'ont pas même 1 millimètre ; leur coloration est jaune brunâtre ; ordinairement ils partent du mycélium à plusieurs en un même point, formant un petit faisceau.

Leur tube sporangifère est habituellement très renflé et terminé par un petit sporange arrondi ; la columelle diffère totalement de celle des *Phycomyces* normaux ; exceptionnellement, elle est bien marquée et affecte alors une forme presque cylindrique ou celle d'un ellipsoïde placé sur un de ses côtés larges ; le plus souvent, la columelle n'est représentée que par une simple cloison à peine bombée, placée soit au sommet du tube sporangifère, soit à une distance plus ou moins grande dans le tube.

Carnoy a dessiné une de ces formes dans laquelle les spores remplissent non seulement le sporange, mais aussi tout le tube. Bien que j'aie examiné un très grand nombre de ces formes naines, je n'ai jamais rencontré ce cas, ce qui me fait croire que l'individu examiné avait perdu sa columelle, ce qui avait permis aux spores de se répandre dans le pied.

Les spores sont sphériques ou plus ou moins elliptiques, d'une coloration jaune, à contenu granuleux ; leurs dimensions oscillent autour de 16 μ.

J'ai recherché quelle pouvait bien être l'influence d'une humidité très forte sur le *Phycomyces*. A cet effet, j'ai pris deux morceaux de pain de mêmes dimensions ; je les ai stérilisés, puis ensemencés. L'un des deux fut placé dans une atmosphère très humide, l'autre dans les conditions ordinaires. Cette expérience m'a permis de constater qu'une humidité très forte leur était très nuisible ; les *Phycomyces* y sont moins nombreux, plus petits et de plus présentent toutes sortes de déformations dues à l'hydrotropisme.

La lumière solaire agit aussi sur le *Phycomyces*. Pour le constater, il suffit de prendre deux cultures faites dans les mêmes conditions, placées au même endroit, également chauffées, et de recouvrir l'une d'une cloche noire, l'autre, d'une cloche ordinaire.

Au bout d'un certain temps, on peut constater que celui qui a été exposé à la lumière est plus petit que l'autre.

Deux cultures faites, l'une sur du pain humecté d'eau, l'autre sur du pain imbibé d'une solution sucrée (glycose), m'ont démontré l'action bienfaisante du sucre sur le développement de notre Champignon. En effet, les *Phycomyces* développés sur pain sucré étaient beaucoup plus beaux et plus grands que ceux de l'autre culture. Le quatorzième jour, j'ai mesuré des filaments ayant 14 $^1/_2$ centimètres de hauteur.

Une autre culture sur pain additionné de sucre m'a offert des faits assez singuliers. Les *Phycomyces* qu'elle donnait étaient d'une taille assez élevée, certains avaient jusqu'à 16 centimètres de hauteur, mais ils étaient pour la plupart stériles; au lieu de présenter un sporange à leur extrémité, ils se terminaient par une pointe; de plus, un grand nombre d'entre eux, quoique bien vivants, présentaient un enroulement en tire-bouchon très curieux. Les filaments fertiles enroulés d'une semblable façon étaient rares.

Les cultures sur pain arrosé d'une solution de peptone à 1 °/₀ donnent des Champignons dont la taille est plus forte, la couleur plus vive et la croissance plus rapide que sur pain seul.

Le pain humecté de jus de pruneaux donne de fort beaux *Phycomyces*, mais les cultures sont encore bien plus belles et mieux fournies si, outre le jus de pruneaux, on ajoute une solution de sucre à 6 °/₀. C'est l'un des meilleurs substratums. Le *Phycomyces* semé sur des rondelles de carotte produit, après deux jours, un mycélium blanc qui s'étale à la surface du milieu nutritif; puis, continuant à s'accroître les jours suivants, il a vers le quatrième jour des filaments sporangifères hauts de 1 à 2 centimètres, terminés par un sporange jaune brun. Le sixième jour, ils ont 6 centimètres de hauteur; ils sont bien colorés et tout à fait normaux; seulement on remarque que le mycélium, de blanc qu'il était, est devenu jaune, par suite d'un dépôt huileux, et de plus que les filaments sporangifères se sont développés à la périphérie de la rondelle, sur la partie rouge, tandis que la partie centrale (portion jaune) en est à peu près totalement dépourvue ou n'en possède que de très petits. Dans la suite, les filaments se sont encore accrus, jusqu'à acquérir 8 centimètres de hauteur, et même après douze jours les tubes les plus élevés mesuraient jusqu'à 12 centimètres de hauteur. La carotte est donc un excellent milieu de culture.

Si l'on prend comme substratum un Oignon cru ou stérilisé à la vapeur d'eau, on observe des choses très singulières; les Champignons qui s'y développent présentent, en effet, un aspect tout différent de celui qu'on est habitué à leur voir. Le mycélium blanc provenant de la germination des spores prend, vers le troisième jour, une couleur jaune; vers le quatrième jour, il s'en échappe des filaments de 1 à 2 centimètres de hauteur, terminés par un sporange jaune. Ces filaments s'accroissent encore un peu les jours suivants et atteignent vers le sixième jour 3 centimètres. A cette époque, ils ont encore toujours leur sporange jaune.

Ce *Phycomyces*, avec ses filaments hyalins et ses sporanges jaunes, est tout à fait remarquable. Toutefois, il a le port du *Phycomyces* ordinaire et ses spores ont les dimensions normales, soit 18 à 21 μ 5 de longueur sur 7 μ 14 à 14 μ 28 de largeur; le diamètre des filaments est toujours moindre que celui de tubes normaux. La columelle peut offrir toutes sortes de formes.

En somme, l'Oignon est un mauvais milieu nutritif, qui agit sur le Champignon en empêchant la formation de la matière colorante verte. Cette modification résulte probablement de l'action de l'essence.

Semé sur tranche de citron frais, le *Phycomyces* pousse sur les parties blanches du fruit (écorce et cloisons), mais je ne l'ai pas vu se développer sur les portions charnues; ce qui est dû bien certainement à leur acidité trop forte. Notre Mucorinée était un peu plus pâle que sur pain, mais sa taille allait jusqu'à 7 centimètres de hauteur. J'ai aussi vu le *Phycomyces* se développer sur une graine de citron coupée en deux; il y était normal, mais petit (4 à 5 centimètres de hauteur).

Les tranches de pomme de terre crue ne conviennent pas; on n'y voit jamais que des individus rabougris. Les tranches qui ont été bouillies valent beaucoup mieux; elles sont d'autant meilleures qu'elles ont bouilli plus longtemps.

Ce fait est facile à vérifier; il suffit de faire bouillir une pomme de terre entière de telle façon que la couche externe soit cuite, tandis que la partie interne soit laissée intacte ou à peu près.

Si l'on ensemence une semblable tranche, on constate que les *Phycomyces* de la périphérie, ceux qui se sont développés sur la partie cuite, sont vigoureux, tandis que ceux du centre sont peu nombreux et petits.

Sur une tranche de pomme de terre cuite, les filaments peuvent atteindre une hauteur de 7 à 8 centimètres.

La fécule de pomme de terre crue ou cuite convient beaucoup moins que le pain. Si l'on fait deux cultures, l'une sur de la fécule de pomme de terre que l'on a cuite de façon à la réduire à l'état gélatineux, l'autre sur de la fécule crue imbibée d'eau ordinaire, froide, mais ayant été préalablement bouillie, on constate sur le premier substratum l'apparition de *Phycomyces* ayant 4 ou 5 centimètres de hauteur, c'est-à-dire d'individus d'une taille inférieure à ceux croissant sur pain. Cela résulte probablement de ce qu'ils n'ont pas assez d'azote à leur disposition.

Avec le deuxième milieu (fécule et eau refroidie), j'ai obtenu des *Phycomyces* nains ; c'étaient de petits filaments dressés, verdâtres, terminés par un petit sporange brun noirâtre ; leur hauteur était de 1 centimètre environ.

Les cochenilles broyées, préconisées par Van Tieghem pour la production des zygospores, ont aussi été expérimentées. Il s'y est produit des *Phycomyces* splendides, dont la taille avait 20 centimètres de hauteur, mais jamais je n'ai vu une seule zygospore apparaître. La laque de cochenille, indiquée par le même auteur, ne m'a rien donné de bon ; il faut croire qu'elle ne valait rien.

Sur papier filtre humide, il était à prévoir que l'on n'obtiendrait rien ; c'est ce que l'expérience a confirmé. J'y ai toutefois vu un commencement de mycélium se montrer, mais, faute de nourriture, sa croissance s'est arrêtée.

Le foie de porc cuit est un assez bon substratum. Les *Phycomyces* qui y avaient été semés, s'y sont bien développés ; ils avaient une coloration verte assez intense et une apparence vigoureuse. Ce que j'ai remarqué cependant, c'est la grande taille qu'ils acquéraient avant de donner lieu à la formation de leur sporange ; certains avaient au moins 5 centimètres de hauteur et malgré cela ils ne présentaient pas encore trace de renflement ; leur extrémité était même encore jaunâtre.

Différents excréments ont été employés comme substratum : les crottins de Mouton, de Cheval et de Chien. Sur tous, les *Phycomyces* se développent, mais leur taille varie suivant la nature du crottin. Les excréments de Chevaux permettent d'obtenir de beaux individus, tout à fait normaux, dont la taille peut s'élever à 8, 9 et 10 centimètres de hauteur.

Les crottins de Chien ont donné d'assez beaux *Phycomyces;* quant à ceux de Mouton, ils semblent être moins favorables que les autres. En effet, après seize jours, les Champignons ne mesuraient encore que 7 centimètres de hauteur; quelques-uns présentaient une ramification latérale.

Les gélatines donnent tantôt de fort belles cultures, tantôt, au contraire, des cultures très médiocres. Cela dépend des substances nutritives dont elles sont additionnées.

La gélatine seule ne donne rien; elle n'est pas nutritive.

La gélatine additionnée d'une décoction de crottins de Chevaux ne m'a jamais fourni de beaux résultats; au bout de peu de temps, ce substratum se liquéfie.

La gélatine aux poires (décoction) vaut beaucoup mieux; j'y ai vu les *Phycomyces* atteindre 6 centimètres de hauteur; leur coloration était plus pâle que la teinte normale.

La gélatine avec décoction de figues est encore meilleure. Les filaments fructifères y acquièrent jusqu'à 6 centimètres de hauteur; leur teinte est un peu plus foncée que celle des précédents, mais toutefois encore un peu plus faible que ceux développés sur du pain.

De toutes les gélatines expérimentées, la meilleure me paraît être celle du moût de bière. Les tiges y ont la couleur normale et une taille s'élevant à 7 centimètres de hauteur.

Ce dernier substratum permet d'observer un phénomène curieux que j'ai vu se reproduire dans toutes les cultures faites avec cette substance nutritive. Voici de quoi il s'agit. Si l'on observe les *Phycomyces* développés après neuf jours, on constate qu'un très grand nombre d'entre eux présentent une ou deux branches latérales. Ces ramifications naissent presque toujours perpendiculairement au filament; elles sont parfois terminées par un sporange.

Lorsque ce sporange existe, on peut y constater l'existence d'une columelle jaunâtre, en violon, et de spores elliptiques allongées de 21 μ. Habituellement au-dessus du niveau où les branches ont pris naissance, il y a une cloison.

En somme, les gélatines sont inférieures au pain comme milieu de culture, mais elles sont plus commodes et permettent d'obtenir plus facilement des cultures pures.

L'agar-agar seul ne donne absolument rien.

J'ai voulu voir si des cultures en voie de croissance seraient modifiées par une immersion de quelques jours dans l'eau. A cet effet, j'ai pris deux petits cristallisoirs en verre, renfermant de la gélatine nutritive stérilisée ; je les ai ensuite ensemencés, l'un avec des *Phycomyces*, l'autre avec du *Mucor racemosus*.

Après deux jours, j'ai rempli les cristallisoirs d'eau et je les ai laissés à l'obscurité pendant quatre jours. Après ce temps, l'examen microscopique m'a démontré que ni l'un ni l'autre n'avait été modifié et que le seul résultat obtenu avait été la mort des Champignons. J'ai alors vidé les cristallisoirs et les ai placés sous cloche ; le *Phycomyces* n'a plus bougé, il était donc bien mort. Le *Mucor racemosus*, lui, a, au bout de quelques jours, développé de nouveaux filaments sporangifères, lesquels provenaient de la germination des chlamydospores.

L'épaisseur du substratum peut-elle influencer les cultures? Pour répondre à cette question, j'ai pris trois morceaux de pain égaux en surface, mais d'épaisseur différente. Le moins épais avait environ 3 millimètres d'épaisseur, le deuxième 1 centimètre et le troisième 2 centimètres. A un moment donné, j'ai pu remarquer que c'était le substratum le moins épais qui présentait les filaments les plus longs; plus tard, toutes les cultures eurent à peu près la même taille. Le neuvième jour, j'ai constaté que les morceaux les plus épais présentaient des cultures sensiblement égales et mieux fournies que sur le substratum mince. Ce fait est facile à expliquer. Au commencement du développement, le mycélium est peu abondant ; il pénètre dans le pain et y trouve une nourriture suffisante, les spores ne développant pas un mycélium plus considérable sur les fragments épais que sur les minces. Il va de soi que, étant tous dans les mêmes conditions (sous la même cloche) et étant tous également nourris, ils devront avoir le même aspect.

Pour ce qui est de la taille plus grande sur le fragment mince, je crois qu'elle doit être attribuée à ce que l'aérage y est plus facile. Dans la suite, le mycélium augmente; il s'enfonce de plus en plus dans le pain, ce qu'il peut faire librement dans les gros morceaux, tandis qu'il en est empêché sur les fragments de moindre épaisseur. Il arrive, en effet, un moment où les filaments ne peuvent plus descendre; ils se tassent alors, s'étalent à la surface du substratum et empêchent la germination des spores qui tombent des sporanges mûrs.

Il n'en est pas de même pour les autres cultures; là les spores peuvent encore arriver au contact du substratum et germer; il en résulte des cultures plus fortes, plus fournies, pourvues de nombreux filaments jeunes. La même expérience répétée avec de la gélatine au moût de bière m'a fourni des résultats du même genre. Ici des substratums épais ne servent à rien, car le mycélium n'y pénètre pas plus profondément.

La conclusion à tirer de ces expériences, c'est que pour avoir de belles cultures on doit employer des milieux nutritifs d'une épaisseur suffisante, mais que, à partir d'une certaine limite, l'augmentation d'épaisseur n'influence plus la culture. Ainsi un morceau de pain de 2 centimètres d'épaisseur fournira une culture aussi belle (en surface) qu'un morceau de 5 centimètres.

La plupart des expériences dont j'ai parlé ont été répétées *dans des tubes à réactifs stérilisés* trois fois; les résultats sont à peu près les mêmes que ceux obtenus en grand sous cloche, à cela près que les tubes fructifères sont généralement moins colorés. J'attribue ce fait à ce que ces derniers y sont plus serrés et par conséquent plus mal à l'aise. C'est ce que l'on peut constater en prenant pour substratum un peu de pain, de crottin de Cheval, de Mouton, etc. Les Oignons fournissent des filaments fructiferes hyalins, terminés par un sporange jaune, semblables à ceux que j'avais constatés sous cloche.

Ayant fait deux cultures semblables avec ce même substratum (Oignon), j'ai pu voir combien était grande l'*influence du nombre des individus* sur la vigueur des cultures. En effet, c'était celle des deux cultures où les filaments sporangifères étaient les moins nombreux qui présentait les plus fortes dimensions (jusqu'à 8 centimètres de hauteur) ; l'autre avait des filaments plus nombreux, mais par contre leur taille était bien plus réduite.

Phycomyces cloisonnés. — On croit généralement que cette Mucorinée ne se cloisonne pas : c'est une erreur. Elle peut se cloisonner, mais seulement dans certaines conditions spéciales. Voici à quelle occasion je lui ai vu des cloisons. Ayant un jour placé dans un cristallisoir de 5 centimètres de hauteur des crottins de Cheval, jusqu'à ce qu'il fût rempli, puis les ayant ensuite ensemencés avec du *Phycomyces* qui avait porté des *Syncephalis nodosa* (le tout ayant été recouvert d'une lame de verre et laissé à l'obscurité), j'ai constaté au bout de quelques jours que les *Phycomyces* avaient poussé très vigoureusement. Certains d'entre eux étaient passés entre le cristallisoir et le couvercle et étaient venus mûrir leur sporange à l'air ; les autres, au contraire, s'étaient entassés les uns sur les autres et par suite s'étaient trouvés dans d'assez mauvaises conditions.

C'est parmi ces derniers que se trouvaient les filaments cloisonnés ; les cloisons sont en verre de montre, semblables à celles des autres *Mucor ;* elles étaient parfois très rapprochées les unes des autres.

Phycomyces renflés. — J'avais observé chez un grand *Mucor* simple une anomalie assez curieuse ; elle consistait en ce que toute la portion du filament fructifère avoisinant le sporange s'était renflée assez fortement et avait déterminé une ampoule sous-sporangiale, donnant à ce *Mucor* un aspect assez singulier. Je me suis demandé s'il n'y aurait pas moyen de reproduire expérimentalement la même monstruosité à l'aide des *Phycomyces.* L'expérience m'a démontré que cela était possible. J'ai, en effet, pu obtenir des *Phycomyces* munis d'un renflement sous-sporangial ; seulement l'ampoule n'était guère aussi forte que celle du *Mucor* dont il a été question.

Voici de quelle façon j'ai opéré pour arriver à ce résultat. Ayant pris un morceau de pain stérilisé, je l'ai humecté (assez faiblement) avec du moût de bière renfermant une assez forte dose d'azotate d'ammonium, de façon à avoir un milieu nutritif très concentré ;

je l'ai ensuite ensemencé, puis placé sous une cloche bien sèche.

Je l'ai laissé bien tranquille, jusqu'au moment où j'ai vu les *Phycomyces* renfler leur extrémité en un sporange; j'ai rendu alors le milieu très humide. Après quelque temps de repos, le phénomène dont j'ai parlé pouvait s'observer çà et là, surtout sur les filaments les plus grêles.

Ces renflements semblent donc être dus à ce que, en vertu de la richesse saline du suc cellulaire, une grande quantité d'eau y est appelée; celle-ci presse fortement sur la paroi cellulaire encore jeune et très élastique, et donne ainsi lieu au renflement sous-sporangial (1).

Conclusions. — Ce petit travail peut être résumé comme suit :

1° Les substratums solides donnent de meilleurs résultats que les milieux mous et surtout que les liquides.

2° Les meilleurs aliments sont fournis par le pain additionné de 6 °/₀ de glucose, les cochenilles broyées, les rondelles de carotte, les crottins de Chevaux, la gélatine au moût de bière.

3° Le *Phycomyces* est susceptible de se modifier suivant le milieu nutritif sur lequel il se développe; les modifications portent principalement sur la taille, la couleur, la rapidité de croissance, la production de ramifications, de cloisons, de renflements ou de tire-bouchons.

4° Il existe un degré optimum d'épaisseur du substratum, après lequel une augmentation plus forte de celui-ci devient inutile.

5° La lumière diminue la taille des *Phycomyces*.

6° L'humidité leur est très pernicieuse.

---

(1) Toutes les expériences citées ont été faites, autant que possible, dans les mêmes conditions; en tout cas, j'avais toujours une culture-témoin sur pain ou sur un autre milieu connu, qui me permettait, même si le milieu n'était plus tout à fait identique, de comparer les diverses cultures et de les rapporter toujours à la culture normale typique sur pain.

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

SUR

LE RHIZOPUS NIGRICANS

(EHRENBERG)

PAR

A. DE WÈVRE (¹).

Le *Rhizopus nigricans* est un Champignon extrêmement commun dans la nature; il suffit d'abandonner à l'air, pendant un jour ou deux, une croûte de pain, un morceau d'écorce d'orange, une tranche de melon, etc., pour les voir se recouvrir au bout de peu de temps d'une innombrable quantité de *Rhizopus nigricans*.

C'est à son peu de rareté qu'il doit sans doute d'avoir été signalé et décrit de très bonne heure. C'est en effet la première Mucorinée connue; elle fut indiquée pour la première fois par Malpighi, en 1729, puis rencontrée par Tode, qui la nomma *Ascophora mucedo*.

Ehrenberg, qui l'étudia ensuite, la considéra d'abord comme une sorte de Mucor, et l'appela *Mucor stolonifer;* dans la suite, il changea d'idée et il en fit, sous le nom de *Rhizopus nigricans*, le type d'un genre nouveau, le genre *Rhizopus*.

Ses successeurs, Fries, de Bary, etc., en firent tantôt un Mucor,

---

(¹) Ce travail a paru dans le *Bulletin de la Société belge de microscopie,* t. XVIII, p. 133, 1892.

tantôt un type distinct. C'est Van Tieghem qui décida, d'une façon définitive, de sa place dans la classification en en faisant un genre distinct du genre Mucor, comme Ehrenberg l'avait fait antérieurement, et en lui restituant le nom que cet auteur lui avait donné.

Les caractères des *Rhizopus* sont trop nets et trop constants pour qu'il soit encore nécessaire de discuter aujourd'hui la question de savoir si ce sont des espèces du genre Mucor, ou s'ils doivent constituer un genre à part, ce dernier point étant évident. Cela permet de dire que le genre *Rhizopus* est très proche parent des Mucor proprement dits, mais qu'il possède des caractères suffisants pour qu'il soit nécessaire de réunir les espèces qu'il comprend sous une dénomination générique.

C'est probablement aussi à son extrême abondance dans la nature qu'il doit d'avoir été décrit si fréquemment, et cela sous toutes sortes de noms.

Voici, d'après Berlèse et de Toni (¹), les synonymes qui peuvent lui être donnés :

Rhizopus nigricans (Ehrenb.), *Mucor stolonifer* (Ehrenb.), *Ascophora Mucedo* (Tode), *Ascophora cordata* (Bon.), *Ascophora Cœmancii* (Bon.). Zimmermann y ajoute *Ascophora glauca, Mucor ascophorus*.

A ceux-là, j'ajouterai les noms suivants donnés à des Champignons classés par ces auteurs, parmi les Mucor, mais dont la description très incomplète me paraît devoir être rapportée au *Rhizopus nigricans ;* ce sont :

Mucor amethysteus (Berk.), *Mucor cucurbitarum* (Berk. et Curt.), *Mucor clavatus* (Link), *Mucor de Barii* (Bonorden), *Mucor fuliginosus* (Bonorden), *Mucor pygmaeus?, Mucor nigropunctatus?* (Berl. et de Toni).

Cultivée sur pain, cette Mucorinée forme d'abord un mycélium blanc qui s'étale à la surface et à l'intérieur du substratum et d'où partent au bout de deux ou trois jours des pinceaux de filaments

---

(¹) Saccardo, *Sylloge fungorum.*

sporangifères. En même temps que les tubes sporangifères se développent, des stolons prennent naissance à leur base, s'allongent fortement et viennent s'appliquer contre l'assiette ou contre les parois de la cloche, où ils développent à leur extrémité, d'une part, un pinceau de filaments sporangifères, d'autre part, un faisceau de crampons qui servent à attacher la plantule au verre. Le contact n'est pas nécessaire pour déterminer la formation de ces filaments sporangifères : on peut le démontrer facilement en retournant une culture et en la suspendant, tête en bas, sous une cloche; les faisceaux de sporanges se forment aussi bien que si l'extrémité des stolons était en contact avec un objet solide quelconque; on remarque cependant que les stolons sont plus longs.

D'abord blancs, les tubes sporangifères ne tardent pas à prendre une teinte plus foncée et deviennent finalement noirs.

Au bout d'une douzaine de jours, la culture a acquis un développement considérable et la surface du pain est recouverte d'un ensemble de tubes sporangifères noirs, entremêlés de stolons blancs qui se dirigent en tous sens, produisant à leur extrémité, surtout contre les parois de la cloche, des pinceaux de filaments à sporanges noirs.

Pour bien suivre le développement de ce Champignon, il est nécessaire de faire des cultures en chambre humide en prenant comme liquides nutritifs du jus d'orange, de cerises, de groseilles ou de pruneaux, substances qui lui conviennent très bien.

En opérant de cette façon, on reconnaît que la spore augmente d'abord de volume, puis pousse un tube qui se ramifie et produit un mycélium incolore d'où s'élèvent bientôt des filaments sporangifères; en même temps, de la base des filaments partent des stolons qui développent à leur extrémité un pinceau de tubes sporangifères et quelques crampons de coloration brune.

Les filaments sporangifères sont gris brunâtre, simples, lisses, non cloisonnés, à parois épaisses, et d'une hauteur variant entre 2 et 4 millimètres, exceptionnellement 5 millimètres. Les faisceaux peuvent être formés de sept branches, plus souvent de cinq, parfois d'une seule, si le milieu est très peu nutritif.

Les tubes fructifères sont terminés par un sporange globuleux piriforme noir, à membrane diffluente, mesurant de 130 à 250 μ de hauteur.

La columelle des *Rhizopus* est grande, globuleuse, aplatie, largement appuyée sur la membrane sporangiale, d'une coloration gris brunâtre.

Les spores sont très nombreuses, généralement elliptiques, parfois sphériques, d'un gris bleuâtre, à surface externe pourvue de petites crêtes saillantes qui donnent aux spores un aspect rayé, caractéristique pour presque toutes les espèces du genre. Leurs dimensions varient de 8 μ 50 à 9 μ 71. Elles sont séparées les unes des autres par une matière granuleuse. Elles conservent très longtemps leur pouvoir germinatif; j'ai pu, non seulement faire germer des spores vieilles de trois et de six mois, mais même des spores d'un an et quatre mois. Le fait est absolument certain, car j'ai ensemencé deux morceaux de pain stérilisés et tous deux m'ont donné des *Rhizopus;* comme je n'avais plus cultivé ce Champignon dans le laboratoire depuis trois mois, on ne peut pas dire que cela est dû à des spores plus jeunes qui y seraient tombées.

Le *Rhizopus nigricans* peut donner naissance à des formes *bourgeonnantes*. Pour les obtenir, j'ai opéré de la façon suivante : des spores de *Rhizopus* étant semées sur liquide nutritif stérilisé, je les laisse se développer pendant quelques jours, après quoi j'enlève les plantes du liquide, je les lave à l'eau stérilisée, puis je les plonge dans une solution de glucose, en ayant soin de les y maintenir immergées. Au bout de deux ou trois jours, on voit des cloisons très rapprochées se montrer dans certains filaments, puis les articles ainsi constitués se gonflent et donnent lieu à une série de cellules ovales, sphériques ou elliptiques pouvant avoir jusqu'à 30 et 40 μ de longueur, placées comme les grains d'un chapelet les unes à la suite des autres; ces dernières cellules peuvent bourgeonner.

Malgré les nombreuses cultures que j'ai faites avec les substratums les plus divers et dans les conditions les plus variées, je n'ai jamais vu se former de chlamydospores; il est donc probable que la plante n'en possède point.

Les zygospores sont connues. Décrites d'abord par de Bary, elles furent ensuite réétudiées par Van Tieghem, qui confirma ce que son prédécesseur en avait dit.

Ces zygospores sont constituées par une masse sphérique noire, à épispore cartilagineuse, hérissée de tubercules, qui est placée entre deux bras, droits, non recourbés, inégaux, l'un des deux ayant souvent un volume double de l'autre, colorés en brun, parfois mouchetés de blanc.

Leurs dimensions oscillent entre 170 et 220 μ. Elles se forment à l'intérieur du milieu nutritif ou bien entre les parois du verre et du substratum.

Outre la forme normale précédemment décrite, on rencontre parfois des individus anormaux ; ainsi il m'est arrivé de trouver dans une culture un filament dont toute la surface, depuis le haut jusqu'au bas, était couverte de granules calcaires, solubles dans l'acide chlorhydrique.

Ce fait me semble démontrer le peu de valeur que l'on doit accorder à des distinctions spécifiques basées sur la présence ou l'absence d'aspérités calcaires.

Parfois l'on trouve des *Rhizopus* dont la columelle est d'un bleu noir, alors que le restant du Champignon est noirâtre.

Enfin un *Rhizopus* m'a montré, immédiatement sous la columelle, un renflement sous-sporangial analogue à ceux que j'ai indiqués pour le *Phycomyces nitens* et pour le *Mucor Mucedo*.

La forme normale change plus ou moins sous l'influence des milieux nutritifs et des divers agents physiques. Les faits qui suivent nous l'indiqueront suffisamment et nous permettront de nous rendre compte des matières nutritives qui conviennent le mieux à cette espèce. Les substratums essayés étaient :

1° Solides ;
2° Mous ;
3° Liquides.

Milieux solides. — Le *Rhizopus nigricans* pousse excessivement bien sur les substratums solides. J'ai expérimenté les diverses substances suivantes :

Le pain humecté d'eau, sur lequel le Champignon se développe bien, mais est moins vigoureux que sur pain humecté d'une décoction de crottins, de pruneaux, de glycose, de jus de cerise, de moût de bière ou de bouillon, etc.

Le pain stérilisé arrosé de jus de fruits lui convient tout particulièrement.

Il croît aussi sur la viande cuite, sur les écorces d'oranges et surtout sur les fruits de Cucurbitacées (Melon, Potiron).

Les excréments (crottin de Cheval et autres) sont très peu favorables au développement de ce Champignon : on ne l'y rencontre jamais qu'en petite quantité et dans un état de prospérité médiocre.

Comme milieux solides, ce sont surtout les fruits et le pain additionné de jus de pruneaux ou de l'une des solutions minérales dont je vais parler qui donnent les meilleurs résultats. Le Champignon s'y montre alors avec de nombreux stolons blancs et une grande quantité de petits faisceaux fructifères dont les filaments ont 4 ou 5 millimètres de hauteur.

Lorsqu'il croît sur un milieu pauvre (sur du papier humide imbibé de crottin de chenilles), il reste tout petit, chétif et ne produit plus de faisceaux de filaments fructifères ; il ne donne plus alors que quelques rares filaments isolés, peu élevés.

Milieux mous. — J'ai rangé dans cette catégorie les diverses gélatines.

J'ai cultivé les *Rhizopus* sur gélatine au moût de bière, au jus de cerises, aux poires, aux figues, au crottin de Cheval, etc.

Il se développe sur tous ces milieux, mais ce sont encore une fois ceux aux fruits acides et au moût de bière qui ont la préférence.

Lorsque l'on veut étudier le développement de ce Champignon, il n'y a rien de tel que de le cultiver sur plaques de verre gélatinisées; on peut ainsi le voir germer, grandir, donner naissance à ses stolons, assister au mouvement du protoplasme à l'intérieur des tubes, etc.

Liquides. — Ils permettent le développement du *Rhizopus*, et cela d'autant mieux qu'ils sont plus nutritifs.

L'eau seule ne convient pas, mais additionnée de substances chimiques ou de matières organiques, elle devient un milieu permettant plus ou moins bien le développement de notre Champignon.

Les décoctions d'Orge en germination, de crottins, de poires, les jus de groseilles, cerises, pruneaux, etc., peuvent tous servir. Les cultures comparées prouvent toutefois que le moût de bière, la décoction de pruneaux et le jus de fruits donnent les meilleurs résultats.

Comme liquide nutritif, je me suis principalement servi d'une liqueur très concentrée que je diluais ensuite, ce qui me permettait de constater l'effet de la concentration et en même temps de trouver le meilleur liquide nutritif minéral pour *Rhizopus*. Voici la formule de la solution mère :

Phosphate de soude	1	gramme.
Chlorure de sodium	1	—
Sulfate de magnésie	1	—
Nitrate de potasse	1	—
Acide tartrique	2	grammes.
Glycose.	7	—
Eau distillée	100	—

Une semblable solution n'a pas permis la germination, cela était du reste à prévoir.

Le même liquide additionné de son volume d'eau a rendu la germination possible ; toutefois les filaments obtenus étaient peu nombreux, rares et grêles.

Un volume de la liqueur concentrée et trois volumes d'eau ont permis l'obtention de filaments encore peu nombreux et grêles.

Avec trois volumes de liqueur concentrée plus un volume d'eau, la germination a été rendue impossible.

Enfin, j'ai pu constater que les meilleurs résultats étaient obtenus lorsque l'on ajoutait à un volume de liqueur mère, neuf volumes d'eau. Avec une semblable solution, on n'obtient cependant pas de résultats aussi beaux qu'avec des décoctions de cochenilles ou de pruneaux, surtout avec cette dernière.

Les *Rhizopus* sont rendus bien plus vigoureux si à la solution nutritive minérale on ajoute un peu de peptone.

Un résultat assez curieux est celui que l'on obtient en prenant une certaine quantité de liquide de culture (à $^1/_{10}$) et en l'additionnant de quantités croissantes de glucose.

En prenant 20 centimètres cubes de ce liquide et en y ajoutant 2 grammes de glycose, on constate que la culture contient un bien plus grand nombre de filaments sporangifères, mais que par contre ils sont beaucoup plus petits que ceux d'une semblable culture dépourvue de glycose; ils n'ont en effet que de 1^{mm}5 à 2 millimètres de hauteur; en augmentant les doses de glycose suivant la progression que voici :

Pour 20 centimètres de liquide, 4^{gr}10 de glycose,
— — 6 grammes de glycose,
— — 8 —

j'ai toujours vu le nombre de filaments sporangifères s'accroître, mais par contre leur taille diminuer.

Est-ce l'effet de la concentration ou de la glucose, je ne l'ai pas recherché, mais comme on l'a vu précédemment, plus la concentration est grande, plus les Champignons deviennent grêles.

Ce qu'il y a aussi de certain, c'est que dans un essai pour voir l'effet de la concentration, j'ai obtenu les résultats suivants :

Avec liquide nutritif minéral bien proportionné, j'obtenais du *Rhizopus* ayant jusqu'à 3 millimètres de hauteur; tandis que lorsque j'employais le même liquide dilué de son volume d'eau, le nombre d'individus obtenus était moins considérable et leur taille était plus faible : ils avaient seulement 2^{mm}5 de hauteur.

Le zinc est favorable au *Rhizopus*, c'est ce que démontre l'expérience suivante : ayant pris deux tubes contenant la même dose de liquide nutritif et ayant additionné l'un de deux ou trois gouttes d'une solution à $^1/_{100}$ de chlorure de zinc tandis que l'autre était laissé tel quel, j'ai pu constater au bout de quelques jours que la culture avec zinc présentait des filaments plus nombreux et plus vigoureux que l'autre.

En faisant varier certaines substances minérales, j'ai trouvé que :

1° Avec un liquide minéral renfermant du phosphate de soude, on obtient de belles cultures, bien fournies avec filaments sporangifères atteignant 5 millimètres de hauteur.

2° Si, au lieu de phosphate de soude, on met du phosphate d'ammonium, on obtient une culture un peu mieux fournie et présentant des filaments un peu plus grands. Cela démontre encore une fois que l'azote sous forme ammonium semble être préférable à l'azote nitrique pour les Champignons.

3° Un mélange de parties égales des deux liquides donnait les mêmes résultats que l'un des deux seul.

4° Si l'on emploie du liquide nutritif au phosphate d'ammonium additionné de 2 centigrammes pour 20 centimètres cubes de peptone, les résultats sont beaucoup plus beaux que ceux obtenus avec liquide nutritif seul.

Puisque je suis aux essais avec liquide nutritif minéral, j'en profiterai pour intercaler quelques expériences ayant pour but de rechercher l'action de diverses substances nutritives, poisons ou antiseptiques.

Dix centimètres cubes de liquide minéral nutritif au phosphate d'ammonium étant additionnés :

1° D'une goutte d'acide chlorhydrique, on obtient un mycélium et des sporanges différant à première vue plus ou moins du *Rhizopus* ordinaire.

2° D'une goutte d'huile d'olive, les *Rhizopus* obtenus sont beaux, identiques à la culture témoin.

3° D'une goutte d'aldéhyde, pas de germination.

4° De 5 milligrammes de sulfate de cuivre, le développement ne s'en est pour ainsi dire pas ressenti.

5° D'une goutte d'essence de girofle, le développement a été rendu impossible.

6° De 2 centigrammes d'hydroquinone ont permis l'obtention d'un mycélium très faible.

7° De 3 centigrammes d'antipyrine, le liquide s'est comporté comme la culture témoin.

8° De 1 décigramme de chloral, pas de germination.

9° De 5 centigrammes de salicine, la culture est aussi belle qu'avec liquide nutritif seul.

10° De 1 gramme de glucose, la culture ne semble pas plus belle qu'avec la solution nutritive témoin.

11° De 4 centigrammes de mannite, la culture est rendue un peu plus belle qu'avec le liquide minéral seul.

12° De 2 centigrammes d'asparagine, la culture présente de nombreux individus.

Ces expériences permettent de constater que c'est toujours en milieu azoté que l'on obtient les meilleurs résultats, les composés hydrocarbonés non anesthésiques, ou bien ne renforcent pas les cultures, ou bien ne leur donnent qu'un surcroît de vigueur insignifiant. Enfin, il est des corps qui tuent le *Rhizopus* à des doses même assez faibles.

Il nous reste maintenant à savoir quel est l'aliment qui convient le mieux à notre *Rhizopus;* des expériences comparatives nous ont démontré que c'étaient les jus de fruits, les décoctions de pruneaux et le moût de bière qui semblaient surtout avoir la préférence; il fallait ensuite déterminer si les milieux solides étaient oui ou non préférables aux substratums liquides. Pour démontrer cela, j'ai fait des essais comparatifs (sous la même cloche) avec moût de bière, gélatine, moût de bière et décoction de pruneaux; c'est le milieu mou qui montrait les filaments les plus vigoureux. Les substratums solides sont encore préférables, c'est ce que j'ai toujours observé dans toutes mes cultures.

Partant de ce fait que la décoction de pruneaux et le moût de bière sont les meilleurs liquides de culture, je me suis dit, qu'en les rendant meilleurs encore, puis en arrosant alors avec ces solutions un milieu solide, du pain par exemple, j'obtiendrais certainement le meilleur substratum qu'il soit possible de réaliser. A cet effet, j'ai recherché l'effet produit par l'addition de diverses matières nutritives à une décoction de pruneaux.

1) 10^ctgr3 de décoction de pruneaux, sans aucune addition, donnent après quelques jours une culture présentant de nombreux individus bien constitués.

2) La même plus 2 centigrammes de peptone donne une culture beaucoup plus belle que la précédente, quatre ou cinq fois plus fournie.

3) Une addition de 3 centigrammes d'azotate de soude ne rend pas le jus de pruneaux meilleur que sans aucune addition.

4) Il en est de même pour l'addition de 3 centigrammes de phosphate.

5) Une faible addition d'asparagine (2 centigrammes) détermine l'apparition rapide de nombreux et beaux filaments sporangifères.

Cette culture était aussi belle que celle obtenue n° 8.

6) L'acide picrique (1 centigramme) empêche la germination.

7) L'addition de 15 milligrammes d'azotate de soude et de 15 milligrammes de phosphate de soude donne une culture moins belle qu'avec les pruneaux seuls.

8) Les meilleurs résultats ont été obtenus avec une décoction de pruneaux additionnée de 15 milligrammes de phosphate de soude, 15 milligrammes d'azotate de soude et 20 milligrammes de peptone. Les filaments avaient jusqu'à 5 millimètres de hauteur, ce qui est très rare sur liquide.

Cet ensemble d'expériences démontre encore une fois que le *Rhizopus* aime beaucoup l'azote et que plus on lui en donne, mieux il se porte. De plus, l'azote hâte le développement de ce Champignon, c'est ce que j'ai pu constater avec les cultures renfermant de l'asparagine, des peptones, etc.

La résistance du *Rhizopus* à la chaleur a également fait l'objet de quelques recherches. A cet effet, je prenais des tubes à réactif contenant de la gélatine au moût de bière, je les stérilisais trois fois, puis je les ensemençais.

Quatre tubes ainsi préparés furent soumis :

Le premier à 45° pendant une demi-heure;

Le deuxième à 50° pendant une demi-heure;

Le troisième à 55° pendant une demi-heure;

Le quatrième à 60° pendant une demi-heure.

Tous ont germé.

La culture chauffée à 55° était même très belle et présentait des filaments au moins aussi longs que ceux venus sur des cultures non chauffées.

Cette même culture fut ensuite portée à 55-56°, puis immergée; cette fois elle ne repoussa plus. La chaleur au-dessus d'un certain degré retarde les cultures, c'est ce que j'ai pu constater en exposant des tubes ensemencés à 45° pendant trois quarts d'heure, une heure et une heure quarante-cinq minutes : les spores avaient germé, seulement on pouvait s'apercevoir qu'elles se développaient d'autant plus lentement qu'elles étaient restées plus longtemps soumises à l'action de la chaleur.

Toutes les expériences que je viens de faire connaître, de même que celles qui suivent, ont eu deux buts :

1° Rechercher le meilleur substratum pour la culture du *Rhizopus nigricans* et voir l'influence de celui-ci sur l'aspect du Champignon;

2° Obtenir les zygospores du *Rhizopus.*

Pour se procurer ces zygospores, de Bary et Van Tieghem opéraient de la façon suivante :

Ils prenaient un vase cylindrique, à fond plat, préalablement lavé à l'eau bouillante, puis ils le remplissaient à moitié ou aux deux tiers de mie de pain frais, après quoi ils arrosaient le pain avec quelques gouttes d'eau bouillie dans laquelle un sporange de *Rhizopus* avait été délayé, ensuite ils bouchaient le vase et le laissaient après cela au repos pendant quelques jours. D'après ces auteurs, après deux ou trois semaines, le fond du vase est tapissé de milliers de petits points noirs qui sont les zygospores.

J'ai refait à différentes reprises, pendant divers mois de l'année, cette expérience, en suivant ponctuellement les indications de de Bary et Van Tieghem, sans cependant être arrivé au résultat désiré.

En analysant le procédé employé, il est facile de se rendre compte, comme le dit d'ailleurs Van Tieghem, que les zygospores se forment ici dans de mauvaises conditions; elles n'ont en effet qu'une quantité d'oxygène insuffisante, devenant du reste de plus en plus faible par suite du développement; ensuite elles se placent là où l'air ne peut que très difficilement leur parvenir (au fond du vase). Enfin, je ferai remarquer aussi que le substratum employé n'était pas précisément un aliment de toute première valeur.

Partant de ce fait que les zygospores de ce Champignon se forment lorsque sa vie est en danger, j'ai institué toute une série d'expériences destinées à vérifier jusqu'à quel point cette manière de voir est exacte. Je dois dire que les résultats de l'expérimentation ne semblent pas du tout confirmer cette hypothèse.

En effet, non seulement en faisant l'expérience de de Bary et Van Tieghem je n'ai rien obtenu, mais je n'ai pas eu plus de chance en employant d'autres substratums que le pain.

J'ai aussi enfermé des *Rhizopus*, cultivés tantôt sur d'excellents milieux, tantôt au contraire sur de détestables milieux, soit avant, soit pendant le cours de leur développement, dans des vases clos, et jamais je n'ai vu la moindre trace de zygospore.

J'ai examiné sans plus de succès des cultures vieilles d'un mois.

J'ai eu recours aux cultures successives, c'est-à-dire que je semais des spores de *Rhizopus* sur du pain nutritif, placé à l'obscurité, soit sous cloche, soit dans un cristallisoir recouvert d'une lame de verre, puis lorsque les individus étaient arrivés à maturité, je les ressemais aussitôt et ainsi de suite; ici encore les résultats ont toujours été négatifs, bien que la culture sous cloche ait été refaite au moins douze fois.

J'eus alors l'idée d'essayer l'insolation; à cet effet, je prenais des tubes à réactifs renfermant des substances nutritives, je les ensemençais, puis je les exposais au soleil pendant un temps plus ou moins long.

Trois tubes de gélatine au moût de bière, ensemencés de *Rhizopus*, ont été exposés au soleil :

Le premier pendant une demi-heure;

Le deuxième pendant une heure;

Le troisième pendant une heure et demie : ils portaient le quatrième jour des fructifications, celles-ci étaient plus petites que dans les cultures non insolées.

Une quatrième culture faite en même temps que les autres, exposée une première fois au soleil pendant une demi-heure, puis le lendemain pendant une heure à un soleil faible, ne présentait le quatrième jour qu'un faible mycélium sans trace de sporanges; le cinquième jour, elle montrait quelques sporanges blancs, très petits.

Huit jours après, toutes les cultures étaient arrivées à maturité; on pouvait alors constater que les groupes de filaments sporangifères venus en second lieu (à l'ombre) étaient plus grands que les premiers apparus.

Ces cultures ne m'ont jamais montré ni chlamydospores ni zygospores; cependant le Champignon se trouvait manifestement gêné dans son développement. La seule chose que j'aie parfois vue, c'est l'apparition de cloisons dans les filaments mycéliens et quelquefois, mais plus rarement, dans les tiges.

L'effet principal des rayons solaires semble donc être de retarder le développement du Champignon et de diminuer sa taille.

J'ai pu constater le même fait avec gélatine aux cochenilles : toujours les Champignons obtenus étaient petits et malingres.

Plus la lumière agit longtemps, plus les résultats obtenus sont marqués : c'est ce que j'ai surtout pu observer avec deux cultures sur cochenilles, exposées d'abord pendant trois quarts d'heure au soleil, puis l'une d'entre elles, le lendemain, pendant deux heures à un soleil faible. Sur la première, il est venu des sporanges assez nombreux, mais pas très grands, avec filaments stolonifères; sur la seconde, les sporanges étaient peu nombreux et à peine visibles.

Il m'a semblé que l'action du soleil n'était pas la même avec des substratums différents.

Les spores de deux cultures de *Rhizopus* sur gélatine au moût de bière ayant été insolées successivement pendant trois heures, trois quarts d'heure, trois heures, deux heures, une demi-heure, furent ensuite ressemées; au bout de trois jours, elles possédaient déjà de nombreux filaments stolonifères et de petits tubes sporangiaux.

Le *Rhizopus* résiste donc bien à l'action des rayons solaires, puisqu'il permet aux spores de se former et ne leur enlève pas leurs propriétés germinatives.

Dans une autre expérience ayant pour but de gêner le Champignon dans sa croissance tout en lui fournissant un bon substratum, je n'ai pas vu non plus de traces de zygospores ; voici en quoi consistait cette expérience :

Un *Rhizopus* cultivé sur décoction de pruneaux était placé sous une cloche bien sèche, où se trouvait en même temps un petit vase rempli de chlorure de calcium ayant pour but de dessécher peu à peu la culture.

Le seul résultat digne d'être noté fut l'obtention de *Rhizopus* très grêles, peu nombreux, petits, très peu colorés, mais pas de zygospores ou de chlamydospores.

Un autre genre d'expériences qui, à ma connaissance, n'a pas encore été fait jusqu'à présent, consiste à immerger les cultures dans une solution nutritive ; voici comment je procédais : je prenais un tube renfermant de la gélatine au moût de bière, je le stérilisais trois fois, puis je l'ensemençais de *Rhizopus ;* celui-ci se développait, et lorsqu'il était parvenu, soit à l'état de mycélium, soit à l'état adulte, je liquéfiais ma gélatine à une très douce chaleur (sans déboucher le tube afin de ne pas introduire des spores étrangères), puis j'agitais de façon à immerger complètement la culture.

Les *Rhizopus* traités de cette façon repoussaient, mais étaient plus petits et mettaient plus de temps pour arriver à maturité.

La même expérience faite avec un *Phycomyces nitens*, immergé après deux jours de développement, alors qu'il ne présentait encore qu'un mycélium, m'a fourni des résultats analogues : la culture a parfaitement repoussé, seulement, tandis que, au bout de cinq jours, les Phycomyces non immergés avaient 6 centimètres de hauteur, les immergés n'avaient que quelques rares filaments de 4 ou 5 centimètres de hauteur. Après un certain temps, cette culture est devenue aussi belle et aussi fournie que l'autre.

En immergeant les *Rhizopus* chaque fois qu'ils arrivaient à maturité et en répétant cela quatre ou cinq fois, j'ai vu le Champignon repousser sans que sa taille en fût sensiblement affectée, mais finalement, après un certain nombre d'immersions, le Champignon mourait assez brusquement. Cette mort peut être attribuée soit à l'épuisement du milieu nutritif, soit à la présence de substances toxiques sécrétées par le *Rhizopus* et qui, en s'accumulant, finissent par annihiler complètement son développement.

En tout cas, même ici, où le Champignon était forcé de se développer successivement, sans interruption, et où en même temps il était gêné dans sa croissance par suite des immersions et de l'appauvrissement du milieu, jamais je n'ai vu la moindre apparence de zygospores.

Tout cet ensemble de faits où le Champignon s'est trouvé dans presque toutes les mauvaises conditions imaginables, prouvent-ils que l'hypothèse avancée par de Bary et Van Tieghem est fausse? Cela n'est pas absolument certain.

Ce même Champignon, placé dans des conditions tout à fait inverses, c'est-à-dire dans un milieu très favorable à son développement et sur les substances que mes expériences m'avaient indiquées comme les meilleures, n'a pas non plus montré ses organes sexuels.

Ce qui semble pouvoir être énoncé au sujet des résultats obtenus, c'est que, ou bien le *Rhizopus* qui a servi à mes expériences avait perdu la faculté de produire des zygospores, ou bien que celles-ci ne se forment que dans des circonstances spéciales et sous des influences particulières. Peut-être encore existe-t-il des races chez qui la formation des zygospores ne peut plus se faire.

SUR

LE « PAIN DU CIEL »

PROVENANT DU DIARBÉKIR (¹)

PAR

L. ERRERA

Dans sa dernière séance, l'Académie a reçu de M. le Ministre de l'Intérieur et de l'Instruction publique, des échantillons d'une substance, ainsi que la dépêche suivante :

Bruxelles, le 26 mai 1893.

Monsieur le Secrétaire perpétuel,

Mon Département a reçu, par l'intermédiaire du consul de Belgique à Alep, l'échantillon ci-joint d'une substance alimentaire que les Kurdes de la Mésopotamie désignent sous le nom de « pain du ciel ».

Dans les premiers jours du mois de mai 1890, une violente tempête s'est déchaînée sur le vilayet de Diarbékir, ravageant, sur certains points, les champs, déracinant les arbres et portant sur son passage la désolation, sauf pourtant dans la région du Djebel-el-Ooffet, dans la plaine qui l'entoure, où il tomba une grêle abondante qui, en se fondant, laissa à découvert une couche épaisse de la substance dont il s'agit.

Il résulte d'informations prises à Diarbékir et à Mardin, que cette matière

---

(¹) Ce travail a paru dans le *Bulletin de l'Académie royale de Belgique,* 3ᵉ série, t. XXVI, nº 7, 1893.

n'existe ni dans le vilayet en question, ni dans son voisinage, et qu'un tourbillon doit l'avoir charriée d'une région lointaine.

D'aucuns prétendent que c'est plutôt une matière végétale, que les pluies torrentielles ont mise à découvert.

Quoi qu'il en soit, la matière en question, pétrie avec un tiers de son poids de farine, fut trouvée mangeable, et elle entre aujourd'hui pour une part notable dans l'alimentation des habitants de cette province.

Bien que les phénomènes du genre de celui relaté par notre agent consulaire ne soient pas d'une extrême rareté, notamment dans les contrées s'étendant au sud-est de l'Asie-Mineure, il m'a paru utile de le signaler à l'attention de l'Académie royale de Belgique.

Agréez, etc.

Le Ministre,
(Signé) J. de Burlet.

Comme il est facile de s'en assurer par l'examen microscopique, cette substance n'est autre que le Lichen connu sous le nom de *Lecanora esculenta* Eversm. (¹). Trouvé d'abord par Pallas dans les montagnes arides, calcaires et gypseuses du désert de Tartarie, rencontré en abondance par Ledebour et par Eversmann dans les steppes des Kirghizes, près de la partie méridionale du fleuve Jaïk, au pied des collines gypseuses qui entourent les lacs salés, ce Lichen a été rapporté également par le voyageur Parrot, de la Perse, où il passe pour être tombé du ciel. Au total, il est commun dans l'Asie moyenne (²), et s'observe aussi en Palestine et en Algérie (³). Dans certaines parties de l'Asie, le *Lecanora esculenta* couvre le sol en si grande abondance qu'il y forme, d'après Parrot, une couche de 15 à 20 centimètres d'épaisseur.

Les spécimens du Diarbékir, envoyés par notre consul à Alep, concordent avec la description et la figure qu'Eversmann a données. Ils constituent des masses irrégulières, cérébriformes, dures, de 2 à 12 millimètres de diamètre, à surface brun clair, parfois un

---

(¹) Eversmann, *Nova Acta Ac. Nat. Curios.*, XV, II, 1831, p. 356.

(²) Ledebour, in Fr. Goebel, *loc. cit. infra.*

(³) Hue, *Lichen, exotic.* (Nouv. Arch. du Muséum, 3ᵉ série, t. III, 1891, p. 74.)

peu grisâtre, et marquée d'un assez grand nombre de petites dépressions punctiformes. Sur une cassure fraîche, tout le tissu interne apparaît blanc de craie.

La plupart des exemplaires présentent, sur l'une de leurs faces, une cassure tantôt récente, tantôt cicatrisée. Il faut en conclure, sans doute, que le Lichen est fixé au début de son développement, mais qu'il peut continuer à vivre et à croître après avoir été arraché par la tempête.

On reconnaît au microscope une structure caractérisée de Lichen hétéromère : tissu fongique avec nids de cellules d'Algues (¹).

Comme d'habitude, on peut distinguer, de dehors en dedans à partir de la surface, une couche corticale et une couche médullaire. Dans la couche médullaire, les hyphes sont ramifiées, lâchement enchevêtrées, souvent sinueuses, à paroi fort épaissie, à lumière très réduite. Elles emprisonnent entre elles une certaine quantité d'air ; mais leur aspect blanc crayeux est dû surtout à de petits cristaux irréguliers, dont elles sont absolument recouvertes. Les réactions microchimiques ne laissent pas de doute sur la nature de ces cristaux : c'est de l'oxalate de calcium. D'après le dosage que vient de faire M. Clautriau, assistant à l'Institut botanique, et que l'on trouvera plus loin, l'oxalate représente près de 58 °/₀ de la substance sèche de notre Lichen. Göbel, de Dorpat, en indiquait même près de 66 °/₀ dans les exemplaires de Perse qu'il a analysés.

Vers la périphérie, immédiatement en dessous de la surface brune, les extrémités jeunes des hyphes constituent un liséré étroit (couche corticale), plus transparent, plus dense, privé d'air, hyalin dans les préparations microscopiques, ne présentant presque pas d'oxalate. Ce liséré est plus marqué lorsque le Lichen se dispose à fructifier : quelques-uns de nos échantillons portent, en effet, de jeunes apothécies.

Quant aux spermogonies, elles existent en grand nombre sur

(¹) Cf. la figure de Link, *Bot. Zeit.*, 1849, nº 41 (sous le nom de *Chlorangium Jussufii*).

presque tous les exemplaires : leur orifice correspond toujours à l'une des dépressions punctiformes dont il a été question tout à l'heure. Chaque spermogonie contient une énorme quantité de spermaties aciculaires, comme Nylander [1] l'a déjà reconnu, et contrairement à des observations plus anciennes. Les spermaties mesurent de 14 à 18 μ de long sur 1 μ, à peine, de large.

L'Algue qui concourt à la formation de ce Lichen est une espèce très commune : le *Protococcus viridis* Ag. [2]. A la base de la couche corticale et immédiatement au-dessous d'elle, elle constitue de nombreux amas verts, bien délimités, enveloppés par les filaments fongiques.

En appuyant avec force sur la lamelle de la préparation, une grande partie de l'oxalate de calcium se détache des hyphes : il leur est certainement extérieur. Les cristaux d'oxalate sont biréfringents, insolubles dans l'eau, la potasse, l'acide acétique, solubles dans l'acide chlorhydrique. L'acide sulfurique les transforme en une masse considérable d'aiguilles de gypse.

Après dissolution de la gangue d'oxalate, les hyphes persistent, mais en perdant de leur réfringence.

Le tissu fongique du Lichen ne se colore qu'en jaune pâle, par l'iodure de potassium iodé, sauf les apothécies qui deviennent bleu intense (réaction de l'isolichénine), et les spermogonies qui prennent une nuance brun orangé, due probablement à des traces de glycogène. Je n'ai pu constater de réaction nette de glycogène dans le contenu des jeunes asques.

L'iodure de potassium iodé fait apparaître au centre des cellules de l'Algue un noyau bien délimité, et donne à tout leur contenu une nuance jaune brun, un peu dorée. Dans leur masse chlorophyllienne périphérique, de tout petits granules paraissent se colorer en noir : c'est sans doute une minime quantité d'amidon.

Par le chlorure de zinc iodé, les membranes des hyphes prennent à peine une teinte jaunâtre, même après avoir été débarrassées de leur oxalate au moyen de l'acide chlorhydrique concentré, tandis que celles des cellules de l'Algue deviennent d'un bleu violet foncé. Grâce à cette réaction, on remarque dans la couche médullaire, en dessous des nids d'Algues, les restes plus ou moins ratatinés de membranes qui leur sont en tout semblables : ces restes proviennent évidemment d'individus morts et en voie de désorganisation, abandonnés en chemin par les colonies de *Protococcus*, à mesure que le bord du Lichen s'accroissait et offrait seul aux Algues qui s'y multiplient des conditions convenables d'éclairage.

---

[1] Nylander, *Flora*, 1858, p. 500.

[2] Bornet, *Recherches sur les gonidies des Lichens.* (Ann. sc. nat., Bot., 5e série, t. XVII, 1873, p. 69.)

A en juger d'après leur aspect désorganisé et corrodé, les cellules d'Algues qui meurent dans les régions profondes, faute de lumière, sont digérées ensuite par les hyphes environnantes : au mutualisme ordinaire du Lichen s'ajouterait ici une sorte de saprophytisme des hyphes tirant parti des Algues mortes. Il semble qu'un phénomène analogue doive exister assez généralement chez les Lichens hétéromères à thalle épais et opaque. Suivant mon attente, je l'ai retrouvé, en effet — quoique moins accusé, — chez le *Psoroma lentigerum*, dont le thalle, comme celui du *Lecanora esculenta*, est rendu opaque par des quantités formidables d'oxalate de chaux.

La mortalité des Algues de la profondeur, telle qu'elle s'observe chez notre *Lecanora*, est, on le voit, toute différente de la destruction des portions externes de l'écorce et des Algues qu'elles renferment, décrite jadis par Schwendener pour beaucoup de Lichens foliacés et crustacés (1).

Si une certaine dose de saprophytisme se manifeste chez le *Lecanora esculenta* et le *Psoroma lentigerum*, rappelons que chez quelques autres Lichens (*Arnoldia minutula*, *Physma chalazanum*) le mutualisme se complique, au contraire, d'après Bornet (2), de parasitisme proprement dit, les hyphes pénétrant dans certaines cellules vivantes de l'Algue, et amenant leur hypertrophie, puis leur mort.

L'abondance extrême d'oxalate de chaux dans le *Lecanora esculenta* permet d'affirmer que ce Lichen se développe en des endroits où existent des roches calcareuses. On a pu voir, en effet, que Pallas aussi bien qu'Eversmann parlent des terrains gypseux auprès desquels on le trouve. Dans les parties du désert de Syrie et de Mésopotamie qu'il a visitées, M. Diener, de Vienne, a également vu la surface du sol consister en gros débris de calcaire compact (3).

---

(1) Schwendener, *Ueber Bau und Wachsthum des Flechtenthallus.* (Naturforsch. Ges. Zürich, 27 Febr. 1860, p. 14.)

(2) Bornet, *loc. cit.*, p. 90.

(3) Communication privée, que je dois à l'obligeance de M. Dollo, du Musée d'histoire naturelle de Bruxelles.

Le *Lecanora esculenta* peut être broyé sous la dent, mais il n'a aucun goût. A part les traces d'amidon qui existent dans les cellules de l'Algue, et les traces douteuses de glycogène des spermogonies, il est formé surtout de membranes cellulaires épaisses, ainsi que d'oxalate de calcium.

L'analyse de 2 grammes environ de notre Lichen du Diarbékir a conduit M. Clautriau aux nombres suivants :

Le Lichen pulvérisé et séché à l'étuve pendant quatre jours à 110° a perdu :

Eau	4.55 %
La *matière sèche* renferme :	
Substances facilement solubles dans l'eau tiède (sucres réduisant Fehling, mucilages, etc.)	15.997 %
Lichénine (insoluble dans l'eau tiède)	5.00 %
Cellulose de Champignons	2.50 %
Substances précipitées par l'iodure double de Hg *et de* K (matières albuminoïdes, etc., pesées à l'état de combinaison mercurique).	3.70 %
Oxalate de calcium	57.93 %
Autres sels de calcium (phosphate, carbonate, etc., pesés à l'état d'oxalate)	3.23 %
Cendres insolubles dans HCl	2.84 %

Fr. Göbel, de Dorpat, avait obtenu, pour des spécimens de Perse, les résultats que voici (1) :

100 parties de *Lecanora esculenta* (matière sèche) contiennent :

1.75	Résine molle, jaune verdâtre, de saveur âcre, soluble dans l'éther, renfermant de la chlorophylle.
1.75	Résine molle sans odeur ni saveur, soluble dans l'alcool.
1.00	Substance amère soluble dans l'alcool et dans l'eau.
2.50	Inuline (2).
23.00	Mucilage.
3.25	Membranes de Lichen.
65.91	Oxalate de chaux.
99.16	

---

(1) Göbel, *Chem. Untersuchungen einer in Persien herabgeregneten Substanz, der Parmelia esculenta.* (Schweigger's Journal f. Chem. und Physik, 1830, III, 4, p. 399.)

(2) ?? (L. E.)

On voit que la valeur nutritive de ce Lichen, pour l'homme, doit être minime. Malgré cela, il est employé à l'alimentation en temps de disette — surtout après avoir été mélangé, il est vrai, avec une certaine quantité de farine. De Candolle (¹) rapporte, du reste, que lors de la disette de 1816 à 1817, on faisait dans les environs de Genève du « pain de Lichen », mais il ne précise pas l'espèce dont on se servait.

Le *Lecanora esculenta*, ce « pain du ciel », ne peut manquer de faire songer à la légende sacrée. Il a été regardé, en effet, comme la *manne des Hébreux*.

On sait que d'autres substances sont également désignées sous le nom de *manne*, notamment des exsudats sucrés qui proviennent de différents arbres. Celle du frêne est d'un usage courant en pharmacie ; celle qui porte le nom de manne du Sinaï découle du *Tamarix mannifera*, sous l'influence de la piqûre d'un insecte, le *Coccus manniparus*.

Pour autant qu'il soit possible de fonder une détermination botanique sur les textes peu précis de la Bible, il semble que deux sortes de manne, le Lichen et l'exsudat, soient confondues dans l'Écriture. Avec O'Rorke et Planchon (²), je pense que la description de l'*Exode* (ch. XVI) convient bien à l'exsudat du *Tamarix*, tandis que le passage des *Nombres* (ch. XI) se rapporte plutôt à notre Lichen.

Institut botanique, Université de Bruxelles,
1^er^ juillet 1893.

(¹) A. de Candolle, *Introd. étude Bot.*, Bruxelles, 1837, p. 354.

(²) Voyez Guibourt et Planchon, *Histoire naturelle des drogues simples*, 1869, t. II, p. 580.

STRUCTURE OF THE YEAST-CELL

BY

L. ERRERA (¹)

A study of the cells of *Saccharomyces Cerevisiœ* has led me to the following conclusions, part of which merely confirm former researches : 1. A relatively large nuclear body exists in each adult cell. 2. Young cells contain no such body; a little later the old nuclear body divides, and one of its two daughters wanders through the narrow connecting-channel into the young cell. 3. After the division is complete, the two cells are still kept together by a mucilaginous neck-shaped pedicel, which appears not to have been noticed hitherto. It may persist or not, thus explaining the occurrence of cell-chains or of isolated cells in different races of Yeast. 4. Carbohydrates are stored up in Yeast in the form of glycogen, which accumulates or disappears from the vacuoles very rapidly, according to conditions of nutrition and growth. The colour given by a known quantity of iodine-solution to a known amount of Yeast-culture shows these variations most sharply. The change of tint by heat after iodine-action, and the destruction of the intracellular glycogen by saliva, also give very clear results.

(¹) Cette note a paru dans *Annals of Botany*, décembre 1898, et dans *British Association Report*, 1898.

SUR

LES BACTÉRIES LUMINEUSES

PAR

G. CLAUTRIAU (¹)

Le phénomène de la phosphorescence se rencontre chez les espèces les plus diverses, aussi bien du règne animal que du règne végétal. Il n'est l'apanage d'aucun embranchement de ces règnes; et cette faculté d'émettre de la lumière est présentée par des vertébrés et des invertébrés, de même qu'un certain nombre de Phanérogames et de Cryptogames la possèdent.

Chez les végétaux inférieurs, les organismes lumineux sont surtout des Champignons et des Bactéries, et parmi ces dernières on en connaît actuellement un certain nombre d'espèces phosphorescentes. La première a été découverte par Pflüger, il n'y a guère plus de vingt ans; c'était un micrococcus. Depuis, grâce aux recherches de Nuesch, Ludwig, Fischer, Forster, Beyerinck, Giard, etc., on connaît des formes *Bacillus* et *Bacterium.*

La lumière émise par ces diverses espèces ne présente pas la même teinte chez toutes. Elle peut être blanche ou plus ou moins jaunâtre, verdâtre ou bleuâtre. Voici, par exemple, des cultures du *Photobacterium phosphorescens.* Je dois ce microbe à l'obligeance de M. le professeur Beyerinck, de Delft, qui a fait une étude très

---

(¹) Cette note a paru dans le *Bulletin de la Société royale des Sciences médicales et naturelles de Bruxelles,* 54ᵉ année, p. 11, février 1896.

remarquable sur la nutrition des bactéries photogènes. La lumière émise par ce *Photobacterium* est sensiblement bleu verdâtre.

La lumière des divers microbes phosphorescents, examinée au spectroscope, montre un spectre continu, plus ou moins étendu suivant l'espèce et, surtout, suivant l'intensité de la lumière émise par la culture. Cette intensité est très variable et elle est sous l'influence immédiate de la nutrition de l'organisme ; tel aliment, comme la peptone ou la glycérine, provoque une luminosité intense, tandis que d'autres, tout en permettant le développement normal de la culture, n'occasionnent aucun dégagement de lumière.

Les plaques photographiques sont impressionnées par cette lumière des microbes. Voici deux clichés qui ont été obtenus, dans l'obscurité, en plaçant devant l'appareil photographique une culture bien brillante de ce *Photobacterium phosphorescens*. Le premier cliché a été obtenu après dix-neuf heures d'exposition, tandis que pour le second, la pose n'a duré que quatre heures. Sur ce second cliché, tous les détails de la culture se retrouvent avec la plus grande netteté. Les bords, beaucoup plus lumineux, ont plus impressionné les sels d'argent, et si l'on examine à la loupe les toutes petites colonies isolées, on constate également une impression plus forte à la périphérie.

De même que la lumière ordinaire, celle de ce microbe a une action très nette sur le *Phycomyces nitens*, mucorinée très sensible aux radiations lumineuses et qui se courbe d'une façon excessivement marquée dans la direction des rayons émis par une culture phosphorescente.

Les bactéries lumineuses retirent-elles un avantage quelconque de leur phosphorescence? Il est difficile, actuellement, de répondre à cette question. De ce que nous ne voyons pas, en ce moment, l'utilité de cette fonction photogène des microbes, il n'est pas permis de conclure qu'elle n'a aucune signification biologique, d'autant plus qu'il est établi que beaucoup d'animaux phosphorescents tirent un grand profit de leur luminosité, et dans des buts très différents. Peut-être la lumière de ces microbes leur offre-t-elle un avantage dans la lutte pour l'existence contre les autres microbes.

M. Errera, qui m'a communiqué cette idée, m'a engagé à faire quelques recherches dans le genre de celles faites par Marshall Ward, pour mettre en évidence l'action destructive de la lumière solaire sur les Bactéries. Mes expériences ne m'ont donné aucun résultat; mais on ne peut les considérer comme concluantes, car les appareils que j'ai employés étaient en verre assez épais, et, d'après Marshall Ward, pour ce genre de recherches, l'emploi de quartz mince poli est indispensable, car le verre retient trop de rayons lumineux.

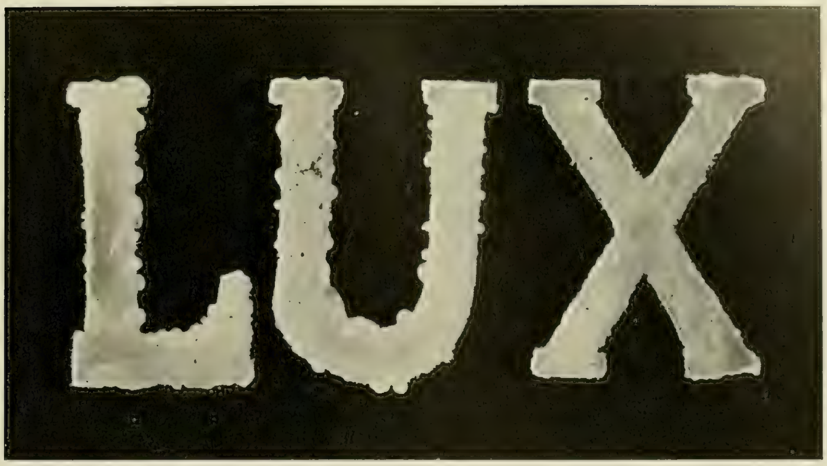
Il a été dit plus haut que la nutrition a une grande influence sur la luminosité, et que suivant le milieu de culture le microbe peut être phosphorescent ou bien ne dégager aucune lumière. Par suite, la phosphorescence n'est donc pas une fonction physiologique étroitement liée à la vie de l'organisme. Chez les Bactéries chromogènes, un cas analogue se présente. Là aussi on peut, à volonté, provoquer ou empêcher la production de la « substance chromogène ». Cette analogie nous permet d'admettre pour le *Photobacterium* une sécrétion de « substance photogène ». D'autant plus que celles-ci sont nombreuses, et Radzizewski a montré que beaucoup de composés chimiques, mis en présence d'un alcali, émettaient de la lumière au contact de l'oxygène de l'air.

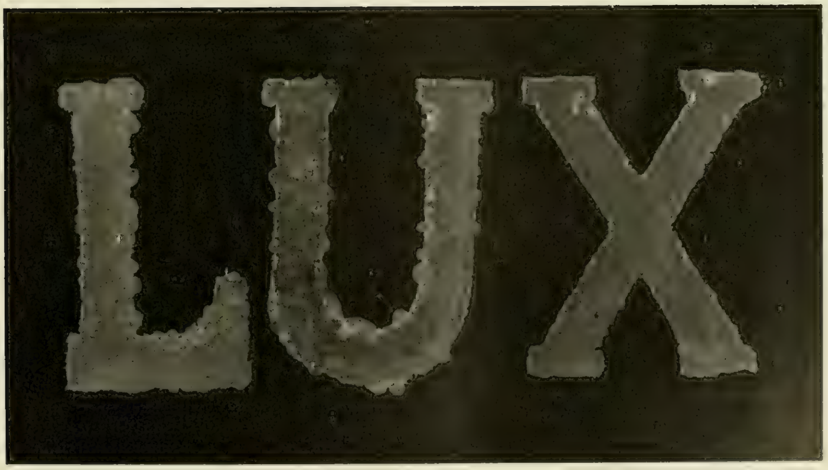
Il existe une Bactérie lumineuse chez laquelle la fonction photogène marche de pair avec le pouvoir pathogène. C'est la Bactérie lumineuse du Talitre, étudiée par Giard. Cette Bactérie, lorsqu'elle est phosphorescente, est très toxique pour les talitres et quelques autres crustacés. L'animal inoculé devient phosphorescent au bout de quelques jours et reste lumineux jusqu'au douzième ou quinzième jour, après lequel survient la mort. Toute inoculation occasionne infailliblement l'infection et la mort. Mais si l'on cultive la Bactérie sur gélatine au bouillon de poisson, elle perd très rapidement sa luminosité, et à partir de ce moment elle cesse complètement d'être toxique. L'inoculation au Talitre de doses massives ne produit plus aucun trouble, et il faut rendre à la Bactérie son pouvoir photogène pour lui restituer, en même temps, son action pathogène.

EXPLICATION DE LA PLANCHE I

Clautriau avait obtenu de ses cultures de Bactéries lumineuses, des photographies faites à l'aide de la lumière propre des Bactéries. La pose avait été de vingt heures.

Nous donnons ici deux épreuves du cliché de Clautriau, l'une imprimée fortement, l'autre imprimée d'une façon plus légère, chacune montrant certains détails particuliers. J. M.


LUX


LUX

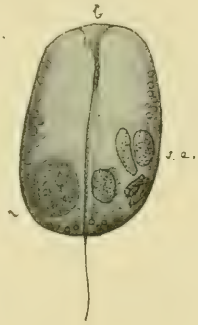
CLAUTRIAVIA

UN NOUVEAU GENRE DE FLAGELLATES

PAR

JEAN MASSART (1)

Pendant le séjour que le laboratoire ambulant de biologie de l'Université fit à Coxyde, en juillet et août derniers, M. Errera rapporta un jour de Nieuport des Algues prises dans un petit ruisseau. Parmi elles vivait un curieux Flagellate nouveau, dont voici la description :



Clautriavia mobilis, vu par la face ventrale. — *b*, bouche; — *n*, noyau; — *v. a*, vacuoles alimentaires; — 1470/1.

Le corps est long de 18 à 20 μ, large de 12 à 13 μ, épais de 6 à 7 μ. Il est entouré d'une membrane rigide, à double contour apparent. La bouche (*b*) est antérieure et ventrale; elle se continue en arrière par un pli longitudinal médian. Le fouet unique part du fond de la bouche et se dirige en arrière. Le noyau (*n*) est à gauche, près du bord postérieur.

L'organisme se nourrit principalement de Flagellates verts et de zoospores d'Algues, dont il suce le contenu; l'ingestion d'une seule cellule d'Algue donne plusieurs vacuoles alimentaires (*v. a.*). En outre, il y a dans les cellules de nombreux grains réfringents, incolores, qui sont probablement du paramylon.

---

(1) Cette note a paru dans le *Bulletin de la Société royale des Sciences médicales et naturelles de Bruxelles*, 58e année, p. 133, novembre 1900.

Ce Flagellate ne nage pas librement dans le liquide : il s'appuie avec son fouet contre un objet résistant et se pousse en avant par des mouvements saccadés qui le jettent alternativement à droite et à gauche. Le fouet unique semble donc représenter, fonctionnellement et morphologiquement, le fouet traînant (*pulsellum*) des Anisonémés.

Quand un individu est suffisamment repu, il s'arrête pour se diviser pendant la digestion ; ces individus fixés ne sont jamais encystés. La division est longitudinale ; la bouche primitive s'efface et les nouvelles bouches se forment sur les faces opposées (contiguës) des deux jeunes individus.

Je crois pouvoir considérer cet organisme comme un Flagellate Anisonémé qui a perdu le fouet antérieur. Je lui donne le nom de *Clautriavia* pour rappeler le souvenir de notre regretté confrère Georges Clautriau, qui faisait partie du laboratoire ambulant lorsqu'en 1897 il fut une première fois installé à Coxyde.

LA GERMINATION
DE
QUELQUES ÉCIDIOSPORES

PAR

P. NYPELS [1]

Les écidiospores des Urédinées, placées en atmosphère humide, germent d'ordinaire de suite; elles ne paraissent pas conserver très longtemps leur vitalité. En général, les écidiospores conservées à sec ne germent plus dans l'eau pure après une huitaine de jours.

J. Eriksson [2] a montré l'action favorable des basses températures sur la germination des spores d'Urédinées [3]; on sait que certaines substances favorisent ou activent également leur germination. Ce n'est nullement là un phénomène spécial à ces Champignons et l'on observe des phénomènes analogues pour les plantes et les graines.

Dans la plupart des cas, les écidiospores germent en émettant un tube mycélien plus ou moins long, généralement simple, se ramifiant quelquefois.

Toutefois les Urédinées du genre *Endophyllum* produisent des écidies dont les spores germent d'une façon tout à fait différente, à la façon des téleutospores.

---

[1] Cette note a paru dans les *Mémoires de la Société belge de Microscopie*, t. XXII, 1898.

[2] *Centralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde*, 2 Abt., B. I, p. 557.

[3] Observé également par Fischer; voir : *Bulletin Herbier Boissier*, vol. IV, p. 897.

Enfin, comme nous le verrons plus loin, un *Aecidium* typique, pour lequel on ne connaît pas de formes *Uredo* et *Teleuto*, peut présenter dans la germination de ses spores des particularités intéressantes.

Endophyllum Sempervivi De Bary. — Cette espèce a existé pendant quelques années au Jardin botanique de Bruxelles. Elle reparaissait régulièrement tous les ans, au printemps, sur divers *Sempervivum*.

Des cultures très nombreuses de spores ont été faites et m'ont fourni des aspects assez variés.

Dans beaucoup de cas, on observe la germination typique et bien connue : promycélium dans lequel se séparent quatre cellules qui produisent chacune latéralement une sporidie. Mais on aurait tort d'affirmer qu'il en est toujours ainsi. Le nombre des cloisons est variable ; les sporidies ne se forment pas toujours et peuvent être remplacées par des filaments plus ou moins ramifiés, etc. Des soudures peuvent se produire entre promycéliums voisins.

On observe aussi quelquefois des spores germant à la façon d'une écidiospore typique et produisant un long filament simple et non cloisonné, comme le font parfois aussi les téleutospores de divers *Puccinia*. Si ce cas se présentait plus fréquemment, on devrait peut-être admettre l'existence dans les écidies de deux espèces de spores, les unes germant et fonctionnant comme des écidiospores, les autres germant à la façon des téleutospores. Mais le fait se produit assez rarement et doit être considéré plutôt comme un cas anormal, relevant de la tératologie ou de l'atavisme (les cas d'atavisme ne sont le plus souvent que des cas tératologiques arbitrairement choisis).

Dans mes cultures, les spores qui ont germé de cette façon se trouvaient à la surface comme les autres, et ce n'est pas parce qu'elles se trouvaient dans la profondeur d'un liquide qu'elles ont germé différemment.

Endophyllum Sedi Lév. — Le genre *Endophyllum* a été créé en 1825 par Léveillé, qui y a placé deux espèces : l'*Endophyllum Per-*

soonii (*Uredo Sempervivi* Alb. et Schwein.), qui est devenu plus tard *Endophyllum Sempervivi* De Bary, et l'*Endophyllum Sedi* (*Uredo Sedi* DC. p. p.). Ce dernier est indiqué par De Toni (¹) comme un *Endophyllum* douteux.

La troisième espèce actuellement connue est l'*Endophyllum Euphorbiae-Silvaticae* Winter.

Au printemps dernier, nous avons trouvé en abondance sur les rochers de Samson des *Sedum reflexum* envahis par une Urédinée. Les pieds attaqués portaient des écidies et des spermogonies; ces dernières ont une odeur assez forte, rappelant celle des spermogonies de *Puccinia suaveolens*. L'écidie et les écidiospores répondent assez bien à la description de l'*Endophyllum Sedi*, mais l'espèce n'est certainement pas un *Endophyllum*. Les spores mises en culture germent comme de véritables écidiospores et ne produisent jamais ni promycélium ni sporidies.

Si donc il existe réellement un *Endophyllum Sedi*, l'espèce trouvée à Samson serait une espèce nouvelle ; mais il paraît plus vraisemblable que l'attribution au genre *Endophyllum* est erronée et que le parasite de Léveillé doit s'appeler en réalité *Aecidium Sedi*.

L'*Aecidium erectum* du *Puccinia australis* Körn. diffère par la grandeur des spores et la forme des péridies, d'après la description donnée par Dietel.

Quelques-unes des plantes recueillies à Samson portaient, en même temps que l'*Aecidium*, le *Cordalia persicina* Gobi (*Tuberculina persicina* Sacc.), un parasite habituel de beaucoup d'Urédinées.

Aecidium leucospermum DC. — Cette espèce, parasite sur l'*Anemone nemorosa*, est bien distincte (²) du *Puccinia fusca* qui se développe sur la même plante et avec lequel on l'a souvent confondue.

Elle est assez abondante tous les ans au Bois de la Cambre, près de Bruxelles, et j'ai cultivé plusieurs années ses spores.

(¹) *Saccardo Sylloge Fung.*, vol. VII, p. 767.

(²) Barclay, Magnus, Plowright, Rostrup, Soppitt.

Les spores germent le plus souvent en produisant un filament plus ou moins long, d'ordinaire simple, parfois un peu ramifié. Mais chez quelques-unes d'entre elles il se forme à l'extrémité de ce filament une production spéciale, qui constitue une espèce de *spore secondaire* (¹). La formation de ces corps a été observée par Soppitt (²), qui les mentionne brièvement, mais n'a pas observé leur maturation complète.

Dans mes cultures, les spores secondaires qui se sont formées atteignaient à peu près les mêmes dimensions que les écidiospores elles-mêmes. Elles avaient donc des dimensions plus considérables que les ampoules terminales observées par Soppitt.

Tantôt le filament germinatif sorti de l'écidiospore reste très court et se termine presque immédiatement en une spore secondaire, tantôt au contraire le filament s'allonge plus ou moins avant de produire l'ampoule terminale (fig. 1). Tout le contenu du filament vient bientôt s'accumuler dans cette ampoule qui se sépare du reste du filament par une cloison (fig. 2).

La spore ainsi formée s'arrondit et diminue un peu de volume ; ensuite sa membrane s'épaissit et atteint en deux ou trois jours à peu près l'épaisseur de la membrane des écidiospores (fig. 3). Aucun changement ultérieur ne se produit, et la spore paraît passer à l'état de repos ; le filament qui la rattachait à la spore primitive se flétrit. Je n'ai jamais pu obtenir la germination de ces corps, et ne puis dire quel est leur sort ultérieur.

Quand on met à germer un grand nombre d'écidiospores, quelques-unes seulement, en proportion très variable, produisent de ces spores secondaires, et j'ai essayé vainement de déterminer quelles étaient les conditions qui amenaient cette production.

D'après le résultat de mes expériences, la lumière n'a aucune influence : les cultures mises à l'obscurité complète ou partielle, comme celles placées à la lumière diffuse, ont donné de ces spores

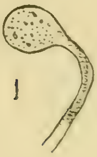
---

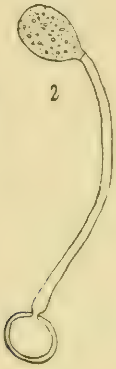
(¹) On sait que les sporidies de nombreuses Urédinées peuvent produire des sporidies secondaires ; par analogie, j'appelle ici spores secondaires, les organes comparables formés dans la germination de spores.

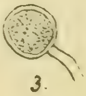
(²) *Journal of Botany*, vol. XXXI, 1893, p. 273.

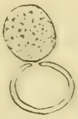
en nombre variable, mais sans aucune prédominance marquée dans l'un des cas.

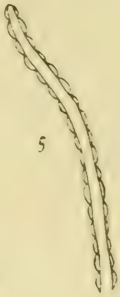
L'âge des écidiospores ou leur position dans l'écidie ne paraissent pas non plus avoir d'influence; cependant, en ce qui concerne ces derniers facteurs, il était plus difficile d'opérer avec certitude; le résultat ne peut être considéré comme rigoureusement certain.


1


2


3.


4.


5

Les spores secondaires se forment habituellement sur les bords des gouttelettes d'eau, et l'on aurait pu se demander si elles ne se produisaient pas au contact de la lamelle en verre. Il ne semble pas en être ainsi, car beaucoup de filaments rampant le long du verre ne produisaient aucune spore, et d'autre part certaines spores se sont produites à distance de la lame.

La figure 4 représente un cas anormal, observé une seule fois : le contenu entier d'une écidiospore est sorti de la membrane et a formé une masse arrondie à côté de celle-ci; je n'ai pas observé dans ce cas l'épaississement de la membrane et ne puis dire si la sphère ainsi formée était une vraie spore secondaire.

Il n'est pas très rare, dans les cultures d'urédospores et d'écidiospores, d'observer sur le parcours des filaments germinatifs des parties épaissies, des ampoules plus ou moins prononcées. Mais ces renflements accidentels ne se séparent jamais par des cloisons et le contenu du filament ne s'y accumule pas à demeure; ils ne sont donc en aucune façon comparables aux spores si nettement différenciées que peut former l'*Aecidium leucospermum*. Cette espèce paraît être jusqu'ici la seule que l'on ait vu produire des spores de ce genre.

Mentionnons cependant une observation de Büsgen (¹), qui a vu se former, dans la germination d'urédospores d'*Uromyces Poae*, « Anschwellungen die eine sehr dicke Membran besitzen und den Eindruck machen von Dauerzellen ». Je n'ai pas cultivé cette espèce.

Dans un tout autre domaine, le phénomène qui se produit dans la germination des grains de pollen de charme rappelle beaucoup, par l'apparence extérieure, celui qui s'observe pour les écidiospores d'*Aecidium leucospermum*. On sait, par les observations de M^{lle} Benson (²), que chez le *Carpinus betulus* tout le contenu du tube pollinique vient s'accumuler à l'extrémité de celui-ci dans une ampoule terminale et que, dans la plante, le tube reste ainsi longtemps à l'état de repos avant de continuer sa marche vers l'oosphère.

Dans un certain nombre de cultures d'écidiospores d'*Aecidium leucospermum*, j'ai encore observé sur les filaments une autre apparence assez singulière. Les filaments se trouvant dans l'air humide semblaient à première vue se terminer en un chapelet continu de cellules.

La désarticulation du promycélium en cellules qui s'isolent et peuvent germer a été fréquemment observée chez les *Gymnosporangium* (³). Le même phénomène peut se produire aussi chez divers *Leptopuccinia*, notamment le *Puccinia heterogenea* Lagerheim (⁴). Carleton (⁵) a observé également une formation analogue de cellules en chapelet dans trois espèces de *Puccinia*.

Il eût donc été très intéressant de retrouver une formation analogue chez notre *Aecidium*. Seulement un examen un peu attentif suffisait pour montrer qu'il n'y avait là qu'une apparence trom-

---

(¹) *Botan. Zeitung*, 1893, I. Abt., p. 66.

(²) *Trans. Linnean Soc. London, Botany*, vol. III, 2^{d} ser., part 10, 1894. Voir figures 57 et 58 de la planche 72.

(³) Cramer, Kienitz-Gerloff, Richards, Thaxter.

(⁴) *Journal of Mycology*, vol. VII, p. 46 avec planche.

(⁵) *Botanical Gazette*, December 1893, p. 455, planche 39.

peuse due à des anneaux de liquide entourant le filament. La figure 5 est une coupe optique d'un de ces filaments. Ce phénomène ne s'est produit que dans quelques séries de cultures faites en avril 1894. Les anneaux réguliers de liquide qui entouraient le filament paraissaient exsudés par lui et disparaissaient immédiatement dans l'eau et dans l'alcool. Il y a là une cause possible d'erreur, sur laquelle il est peut-être bon d'appeler l'attention.

Toutes mes cultures ont été faites par la méthode ordinaire, dans des gouttelettes d'eau pure en cellule humide. Un carton perforé imbibé d'eau est posé sur une lame de verre et sur l'ouverture on dépose la lamelle retournée portant la goutte d'eau ensemencée. La culture se trouve ainsi dans une atmosphère humide et les échanges gazeux peuvent se faire jusqu'à un certain point à travers le carton humecté.

Malgré cela, j'ai observé avec étonnement que certaines écidiospores d'*Aecidium leucospermum* refusaient obstinément de germer dans une atmosphère aussi confinée, et qu'il suffisait d'écarter un peu la lamelle afin de permettre l'accès de l'air extérieur pour que la germination se produisît. Ce fait, remarqué par hasard dans une série de cultures, a été vérifié par moi à plusieurs reprises.

Non pas qu'aucune spore de cette espèce ne puisse jamais germer en cellule humide fermée : j'ai fréquemment obtenu d'excellentes germinations dans ces conditions. Mais certaines spores, à vitalité probablement atténuée, ne germent pas en cellule fermée et germent au contraire en cellule ouverte. Ce fait semble montrer chez ces spores un besoin tout particulier d'oxygène (?), et il m'a paru intéressant à signaler. Il explique peut-être l'action nettement favorable, observée par Carleton (1), du peroxyde d'hydrogène. Une atmosphère plus riche en oxygène que l'atmosphère normale serait peut-être également avantageuse.

Janvier 1898.

---

(1) *Botanical Gazette*, 1893, p. 447.

NOTES
SUR LES
MYXOMYCÈTES

PAR

NORBERT ENSCH ([1])

Invité par M. le professeur Errera à étudier la répartition du glycogène chez les Myxomycètes, nous avons éprouvé dès le début une grande difficulté : celle du maniement de ces organismes. Il nous arrivait souvent dans nos herborisations de récolter des plasmodes que nous nous réjouissions d'avance d'étudier au laboratoire; quelques heures après, nous les trouvions évolués, transformés en sporanges. Nous venions de lire le grand ouvrage de Klebs sur le déterminisme de la sexualité chez les Algues et les Champignons inférieurs, et nous avions été vivement frappé par la grande influence que le milieu extérieur exerce sur le cycle évolutif des organismes. Peut-être y avait-il moyen d'influencer celui des Myxomycètes. Des notes qui vont suivre, quelques-unes se rapportent à l'étude du développement de ces êtres, les autres à la désorganisation du sporange et à la recherche microchimique du glycogène. Enfin, nous ajoutons aux observations que nous avons eu l'occasion de faire la liste des Myxomycètes que nous avons récoltés, et dont M. Lister, le savant spécialiste anglais, a bien voulu vérifier la détermination.

---

(1) Cette note a paru dans les *Miscellanées biologiques dédiées au Profr Alfred Giard à l'occasion du XXVe anniversaire de la fondation de la Station zoologique de Wimereux*. Paris, 1899, p. 212.

I. — SUR L'APPARITION DU PLASMODE DE *CHONDRIODERMA DIFFORME*.

Une chose bien remarquable et admirablement mise en lumière par Stahl [13] ([1]) dans ses recherches sur la biologie des Myxomycètes, ce sont les modifications de l'irritabilité qui se produisent au cours de l'existence de ces organismes et qui jouent certainement un grand rôle dans les changements d'état. Pendant des semaines entières, des amibes peuvent grouiller dans les liquides nutritifs, y être soumises à des contacts incessants avec d'autres amibes, et pourtant elles ne se fusionnent pas. Puis, à un moment donné, sans que l'on sache pourquoi, elles s'attirent, confondent leurs cytoplasmes et leurs noyaux en une seule masse, et le plasmode se trouve constitué. De même dans des cultures en gélatine que nous avons entreprises, les amibes demeuraient parfois pendant toute une journée en contact continu. Loin de se fusionner, elles s'enkystaient. Nous n'avons pas réussi à préciser les conditions dans lesquelles les plasmodes se forment; nous voulons simplement attirer l'attention sur une expérience très simple avec *Chondrioderma difforme*. Cette espèce est l'une des rares que l'on puisse cultiver jusqu'ici. Strasburger [15] en a précisé les conditions de culture dans son traité de technique microscopique.

Expérience. — Dans un récipient contenant une décoction de tiges de *Faba*, nous suspendons des fragments de tige ou des gousses du même végétal, de telle façon qu'en aucun point elles ne viennent en contact avec la paroi. Nous ensemençons ce milieu avec des spores de *Chondrioderma*. Le développement se fait, mais — et c'est là le fait intéressant — les plasmodes se forment uniquement sur les tiges de *Faba* et non sur les parois du récipient.

([1]) Les chiffres entre crochets renvoient à l'index bibliographique, p. 220.

Il semble légitime de conclure de cette expérience que la tige de *Faba* laisse diffuser dans le liquide de culture une substance chimique exerçant sur les amibes une influence chimiotaxique. Toutes les amibes sont attirées vers la tige de la Fève, et l'on comprend que les plasmodes ne puissent se former que là. Stange [14], d'ailleurs, dans un travail fait au laboratoire de Pfeffer, avait déjà montré qu'on pouvait attirer les myxamibes de *Chondrioderma* dans des tubes capillaires contenant de l'extrait de *Faba.*

II. — LA CULTURE DES AMIBES DE *CHONDRIODERMA DIFFORME.*

Nous avions observé que si l'on ensemence des spores de *Chondrioderma difforme* dans des tubes qui ne contenaient qu'une décoction de *Faba*, le développement des plasmodes ne se faisait point, mais que les amibes y abondaient.

Nous sommes parti de là pour maintenir les amibes en culture. Voici comment nous procédons. Nous répartissons dans une série de tubes une décoction de *Faba.* Nous stérilisons ces tubes à l'autoclave; ensuite, en nous entourant de toutes les précautions de l'asepsie, nous ensemençons le liquide avec des spores de *Chondrioderma.* De huit en huit jours, nous prélevons une goutte du liquide où le développement avait déjà eu lieu, pour en ensemencer un nouveau tube. Les amibes se propageaient de tube en tube, et nous avons pu ainsi à deux reprises continuer la culture pendant cinq à six mois.

Nous avons réussi ainsi la culture d'amibes végétales.

D'autres auteurs ont réalisé la culture d'amibes n'appartenant pas à un cycle. Ainsi Celli [2, 3] rapporte qu'en employant divers milieux solides (agar-agar, gélatine, *Fucus crispus*), il est arrivé à cultiver toute une série d'amibes (*A. guttula*, *undulans*, *coli*, *spinosa*, *diaphana*, etc.).

Schardinger [12] est parvenu, à force de soins, à obtenir des cultures pures de certaines Monadines.

Beyerinck [1] a réussi à isoler et à cultiver deux espèces d'amibes très curieuses. L'une, *Amœba nitrophila*, pousse sur de l'agar-agar à laquelle il ajoute des composés ammoniacaux. Elle présente un mode de sporulation analogue à celui des Mycétozoaires supérieurs, dont elle diffère pourtant par l'absence du stade zoospore et du stade plasmode.

L'autre, *Amœba zymophila*, est intéressante par sa coexistence avec une Levure, *Saccharomyces apiculatus*, et les bactéries de la fermentation acétique dont il a été impossible de la séparer.

Gorini [7] est venu confirmer les faits avancés par le bactériologiste hollandais, et a montré que les amibes pouvaient aussi être cultivées sur Pomme de terre.

Ni Celli, ni Gorini, ni Beyerinck n'ont obtenu de cultures pures. Les nôtres ne l'étaient pas davantage. Elles étaient infectées de bactéries, de flagellates. Bien que nos amibes eussent tous les attributs extérieurs des amibes de Myxomycète (elles en avaient la grandeur, l'aspect, la structure, le mode de progression), nous n'avons pas pensé que nous étions d'emblée autorisé à en affirmer l'identité à travers une longue série de cultures. Il aurait parfaitement pu arriver que pendant ce temps d'autres amibes soient venues contaminer le liquide. Dans l'état actuel de la science, il est tout aussi difficile de rapporter, par la simple inspection, une amibe au cycle biologique auquel elle appartient, que de déterminer l'espèce d'un mycélium de Champignon. Pour établir notre conviction, il était nécessaire d'assister à l'évolution de ces amibes, de voir si elles étaient capables de se fusionner en plasmodes, puis d'évoluer en sporanges. Nous avons recueilli cette preuve en introduisant de temps en temps dans nos tubes des tiges de *Faba* soigneusement stérilisées. Dans ces conditions, il s'est formé des sporanges comme dans les conditions ordinaires de la culture de *Chondrioderma*.

Nous concluons de cette expérience que les amibes de *Chondrioderma* peuvent mener une vie indépendante pendant très longtemps, peut-être indéfiniment. Elles se rapprochent en cela du mycélium des Champignons, du prothalle des Fougères et du protonéma des Mousses (Klebs).

III. — GERMINATION DE *CHONDRIODERMA DIFFORME* EN GÉLATINE.

Expérience. — Sur une lamelle stérilisée par la chaleur, nous déposons une goutte d'une solution à 10 °/₀ de gélatine dans de l'extrait de *Faba*. Nous ensemençons le plus aseptiquement possible avec des spores de *Chondrioderma difforme*. Nous renversons la lamelle sur une chambre humide en carton et nous observons.

Voici ce qui se passe : Au bout d'un jour, les spores éclatent, mais les zoospores naissent sans flagel. Elles progressent avec une lenteur extrême et par mouvements amiboïdes. Elles se divisent même parfois très activement. Mais au bout de vingt-quatre à trente-six heures, elles s'arrondissent, prennent l'aspect de microcystes dans lesquels on peut voir, pendant plusieurs jours encore, les pulsations des vacuoles et les migrations du noyau.

La germination des spores de Myxomycète est d'ailleurs susceptible de certaines variations. Ainsi, tandis que chez le *Chondrioderma* la zoospore bat le liquide avec son fouet dès que la spore a éclaté, plusieurs espèces de *Physarum*, de *Trichia* n'acquièrent le fouet qu'après un stade de repos intermédiaire.

Il est vraisemblable que pour progresser dans l'intérieur de la gélatine, les amibes doivent la liquéfier graduellement en sécrétant une zymase. Beyerinck [1], d'ailleurs, a observé que son *Amœba zymophila* avait le pouvoir de liquéfier la gélatine.

IV. — LA DURÉE DU STADE PLASMODE.

Le stade plasmode est très fugitif. Peut-on prolonger à volonté ce stade? En théorie, on peut concevoir l'éternité du plasmode puisque, dans les conditions mauvaises de vie, il peut résister par sa forme sclérote. Mais pour maintenir le stade actif, il faudrait empêcher d'une part que la mort n'intervienne, et d'autre part entraver son évolution vers la forme sclérote ou la forme sporange.

Expérience. — Nous récoltons un grand plasmode d'*Aethalium septicum*. Nous le divisons en deux parties. Nous permettons à l'un des plasmodes d'évoluer dans les conditions naturelles sur le support sur lequel nous l'avons trouvé. L'autre est placé sur une lame de verre que nous renversons sur une infusion de tan. Le plasmode, grâce à son exquise sensibilité au contact, s'applique intimement sur le verre. Il rampe entre celui-ci et la surface du liquide; de cette façon, il reste en vie pendant cinq semaines. L'autre avait évolué le troisième jour vers le stade sporange.

Le même procédé nous a servi pour maintenir en vie un plasmode de *Badhamia utricularis*. Il est donc possible de prolonger pendant un certain temps la vie active du stade plasmode. Lister [10], d'ailleurs, a pu observer un plasmode de *Badhamia utricularis* pendant un an, mais sans préciser les conditions dans lesquelles on peut le faire à volonté.

Quelques mots encore à propos de l'expérience précédente. Comment se fait-il que le plasmode reste entre le verre et la surface de l'eau? On sait depuis Stahl que le plasmode, pour fructifier, change de sensibilité et devient négativement hydrotaxique.

Que n'est-il sorti du liquide pour fructifier sur la face supérieure de la lame de verre qui était bien sèche? Il ne l'a pas fait, et il est vraisemblable que c'est à cause de la transition brusque entre un support sec et un support humide.

Notons encore que le plasmode n'a jamais rampé à la surface du liquide, ainsi que le font les autres amibes qui y sont très sensibles. Il y aurait donc là encore un changement d'irritabilité pendant le passage du stade amibe au stade plasmode.

V. — SPORANGES ET SCLÉROTES.

Klebs [8] a montré pour certains Champignons inférieurs (*Mucor racemosus*, *Eurotium repens*) qu'une condition indispensable à la formation des amibes était que le mycélium soit entouré d'une couche d'air. Dans l'eau, leur formation est impossible. Il en est de même, quoique d'une façon moins absolue, pour les fructifications des Myxomycètes. Devenus négativement hydrotaxiques, les plasmodes s'éloignent des endroits où règne une trop grande humidité, se débarrassent peu à peu du liquide qu'ils ont entraîné, et, arrivés sur un support relativement sec, ils commencent à fructifier. Dans les souches, on les voit quitter l'espace très humide qui se trouve entre le bois et l'écorce, pour venir étaler leurs sporanges à l'extérieur. Cependant on rencontre parfois des sclérotes (de Bary [5], Cienkowski [4]) et même des sporanges (Stahl [13]) à l'intérieur du liquide de culture. Nous avons fait des observations identiques pour *Chondrioderma difforme*. Mais ce sont des productions atrophiées. La vie dans un milieu liquide empêche généralement la formation des stades de repos.

Quand un plasmode a vécu pendant un certain temps dans un liquide, il cesse de s'appliquer intimement sur le support, ne s'étale plus en herborisations élégantes, il pousse des hernies protoplasmiques assez épaisses ; en un mot, il prend l'aspect que Stahl [13] désigne sous le nom d'*aspect coralloïde*. Il semble que tout soit prêt pour une fragmentation. En effet, quand on retire alors le plasmode du liquide, les sclérotes se forment rapidement.

C'est vraisemblablement à une déshydratation rapide qu'il faut attribuer le curieux phénomène signalé par Pfeffer [11] et étudié par Demoor [6] dans sa thèse de doctorat spécial. Quand on dépose sur un plasmode de la gélatine à 1 °/₀, les mouvements du protoplasma s'arrêtent, le polioplasme s'accumule en différents niveaux en masses puissantes qui se cloisonnent au moyen de véritables lames d'hyaloplasme. Si, au lieu d'une solution de gélatine à 1 °/₀, on emploie une solution à 10 °/₀, il s'opère une véritable fragmentation du plasmode au moment de la prise de la gélatine. En liquéfiant celle-ci, les « cellules » isolées se fusionnent à nouveau dans le plasmode primitif.

DÉSORGANISATION DU PLASMODE DEVENU NÉGATIVEMENT HYDROTAXIQUE.

Un plasmode est devenu négativement hydrotaxique. Qu'arrive-t-il si on le place dans l'eau ?

Expérience. — *a*) Dans une de nos cultures, nous avons observé que *Chondrioderma* s'apprêtait à fructifier. Nous élevons le niveau du liquide pour l'empêcher d'en sortir. Le lendemain, en observant la culture, nous trouvons les plasmodes ramassés sur eux-mêmes, présentant un aspect coralloïde et flottant pour la plupart dans le liquide. L'examen microscopique nous révèle que les masses plasmodiales s'étaient décomposées en petites sphères de volume et de contenu variables. Les unes étaient composées d'un cytoplasme très dense, très granuleux; les autres étaient hyalines, d'autres semi-hyalines, semi-granuleuses.

b) Nous avons suivi à diverses reprises cette fragmentation sous le microscope chez plusieurs espèces de Myxomycètes (*Comatricha obtusata*, *Arcyria cinerea*, *Stemonitis fusca*, *Trichia varia*). Au moment où le plasmode cessait de se mouvoir et se ramassait sur lui-même pour s'élever ensuite en colonne, nous le plongions dans une goutte d'eau. Voici ce que montrait l'observation.

A peine l'organisme se trouvait-il dans l'eau, que son contour devenait irrégulier. Au fur et à mesure que ce séjour se prolonge, la déformation s'accuse de plus en plus. Peu à peu, de grosses masses protoplasmiques se séparent, se meuvent dans le liquide par mouvements amiboïdes très actifs; puis, de ces masses encore considérables partent d'autres masses de plus en plus petites, qui finissent par s'arrondir. Les unes sont hyalines, les autres granuleuses. Le tout finit par se désorganiser.

Si le plasmode se trouve très près de la maturité, on observe parfois encore une fragmentation du sporange en trois ou quatre masses plus petites dans lesquelles se poursuit la formation des spores (*Arcyria*).

Klemm [9], dans son travail sur la mort des cellules, s'exprime comme suit : « Si nous envisageons les phénomènes de désorganisation au point de vue des propriétés dynamiques de la cellule, nous devons relever les points suivants :

» De grandes modifications ne sont possibles qu'aussi longtemps que la motilité persiste. Quand de grands changements de forme se produisent, c'est que la motilité est conservée. Celle-ci ne s'éteint souvent que dans les derniers stades de la désorganisation. Il arrive aussi qu'il se produit une *augmentation d'intensité du mouvement* »

(Klemm, p. 694). Il nous a semblé que ces observations sur la désorganisation cellulaire s'appliquaient fort bien au phénomène spécial que nous avons étudié, car les mouvements amiboïdes des masses protoplasmiques qui se détachaient du plasmode étaient extraordinairement actifs. Quant à la cause du phénomène, elle se trouve vraisemblablement dans les troubles apportés dans les échanges osmotiques (1).

HERBORISATIONS.

Nos récoltes ont été faites surtout dans la forêt de Soignes et dans les bois des environs d'Arlon. M. Lister, qui a revu et corrigé nos déterminations, ne considère comme rares, parmi les espèces recueillies, que le *Physarum citrinum* et le *Physarum viride*. Nous avons été frappé par la grande abondance du genre *Trichia* pendant les mois d'automne. Nous nous demandons si la formation des sporanges, quand la lumière est très forte, ne se fait pas entre le bois et l'écorce. Ainsi, nous avons un jour trouvé une multitude de sporanges de *Trichia varia* et de *Badhamia* entre le bois et l'écorce de grosses souches situées en plein soleil sur la grand' route.

Nous avons cru utile d'emporter au laboratoire les fragments de souche qui avaient déjà porté des Myxomycètes. En les plaçant dans des cristallisoirs humides, nous avons pu observer fréquemment de nouvelles poussées de sporanges.

---

(1) La partie de cette note qui est relative au glycogène chez les Myxomycètes a déjà paru dans le *Recueil de l'Institut botanique* (voir t. I, p. 297).

Liste des Myxomycètes recueillis.

1.	*Badhamia punicea*	Bonnert près d'Arlon.
2.	*Badhamia utricularis*	Birenhof près d'Arlon et forêt de Soignes.
3.	*Physarum nutans*	Environs d'Arlon et forêt de Soignes.
4.	*Physarum viride* var. *aurantium*	Groenendael.
5.	*Physarum citrinum*	Clairefontaine (Arlon).
6.	*Physarum cinereum*	Boitsfort.
7.	*Chondrioderma difforme*	Forêt de Soignes.
8.	*Chondrioderma (Michelii?)*	Jardin botanique.
9.	*Æthalium septicum*	Forêt de Soignes. Environs d'Arlon.
10.	*Comatrichia obtusata*	Id.
11.	*Stemonitis fusca*	Id.
12.	*Stemonitis ferruginea*	Groenendael.
13.	*Enerthenema elegans*	Samson (Namur).
14.	*Perichæna populina*	Clairefontaine (Arlon).
15.	*Lepidoderma tigrinum*	Bonnert (Arlon).
16.	*Reticularia Lycoperdon*	Samson.
17.	*Arcyria punicea*	Environs d'Arlon et forêt de Soignes.
18.	*Arcyria albida*	Id.
19.	*Arcyria albida* var. *pomiformis*	Boitsfort.
20.	*Arcyria incarnata*	Id.
21.	*Arcyria flava*	Environs d'Arlon et forêt de Soignes.
22.	*Trichia varia*	Id.
23.	*Trichia fallax*	Boitsfort.
24.	*Trichia affinis*	Id.
25.	*Trichia persimilis*	Id.
26.	*Oligonema nitens.*	Tan d'une serre d'Arlon.
27.	*Lycogala miniatum*	Bonnert et forêt de Soignes.

Nous tenons à adresser nos plus vifs remerciements à MM. les professeurs Errera et Massart, dont nous avons pu, pendant plusieurs années, suivre le remarquable enseignement. Qu'à l'occasion de ce premier travail de biologie, MM. les professeurs Giard, de la Sorbonne, Lameere et Dallemagne, de l'Université de Bruxelles, dont les laboratoires nous ont toujours été généreusement ouverts, veuillent bien accepter l'expression de notre gratitude.

BIBLIOGRAPHIE

[1] 1895. Beyerinck, Versuchen zur Amœbencultur auf festem Substrate. (*Bakt. Centralbl.*)

[2] 1895. Celli (Rome), La biologie des amibes. (*Atti dell' Accademia di Catania.*)

[3] 1895. Celli, Die Kultur der Amœben auf festem Substrate. (*Bakt. Centralbl.*)

[4] 1863. Cienkowski, Die Entwicklungsgeschichte der Myxomyceten. (*Jahrb. für wissensch. Bot.*, Bd III.)

[5] 1884. De Bary, Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig.

[6] 1895. Demoor, Contribution à l'étude de la physiologie de la cellule. (*Archives de biologie.*)

[7] 1896. Gorini, Die Kultur der Amœben auf festem Substrate. (*Bakt. Centralbl.*)

[8] 1896. Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Fischer, Iena.

[9] 1895. Klemm, Die Desorganisationserscheinungen der Zelle. (*Jahrb. für wissensch. Bot.*)

[10] 1889. Lister, Notes on the plasmodium of *Badhamia utricularis* and *Brefeldia maxima*. (*Ann. of Botany.*)

[11] 1890. Pfeffer, Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas und osmotische Vorgange. (*Abhandlungen der Math.-phys. Klasse der Königl. Sächs. Gesellsch. der Wissensch.*, Bd XVI.)

[12] 1896. Schardinger, Reinkulturen von Protozoen auf festem Nährboden. (*Centralbl. für Bakteriol.*)

[13] 1884. Stahl, Zur Biologie der Myxomyceten. (*Bot. Zeit.*, p. 145.)

[14] 1890. Stange, Ueber chemotaktische Reizbewegungen. (*Bot. Zeit.*, p. 107.)

[15] 1897. Strasburger, Das botanische Praktikum.

RECHERCHES DIVERSES SUR DES CHAMPIGNONS, DES ALGUES ET D'AUTRES ORGANISMES INFÉRIEURS,

par É. De Wildeman.

Une nouvelle Chytridinée (Micromyces Mesocarpi De Wild.). (*Mém. de l'Herbier Boissier,* n° 3, 1900.)

Observations sur quelques Chytridinées nouvelles ou peu connues. (*Mém. de l'Herbier Boissier,* n° 15, 1900.)

Quelques Chytridiacées nouvelles parasites d'Algues. (*La Notarisia,* n° 3, 1895.)

Chytridiacées de Belgique. (*Ann. Soc. belge de Microscopie,* t. XIV, 1890.)

Note sur quelques Saprolégniées parasites d'Algues. (*Bull. Soc. belge de Microscopie,* t. XVI.)

Note sur le Chlorocystis Colmii Reinsch. (*Bull. Soc. belge de Microscopie,* t. XIX.)

Notes mycologiques, 10 fasc., 1893-1898. (*Ann. Soc. belge de Microscopie.*)

Fascicule	I,	32	pages,	3	planches.
—	II,	34	—	4	—
—	III,	30	—	3	—
—	IV,	24	—	1	—
—	V,	35	—	2	—
—	VI,	42	—	4	—
—	VII,	42	—	3	—
—	VIII,	32	—	7	—
—	IX,	24	—	2	—
—	X,	16	—	1	—

[En partie aux laboratoires de Genève (Prof. Chodat), de Nancy (Prof. Le Monnier) et de Paris (chaire de cryptogamie, Prof. Van Tieghem).]

Census Chytridinaearum. (*Bull. Soc. roy. de Botan. de Belgique.*)

Notes sur quelques organismes inférieurs. (*Bull. Soc. roy. de Botan. de Belgique,* t. XXX, 1891.)

UNE MUCORINÉE NOUVELLE : « SYNCEPHALASTRUM ELEGANS », par Ém. Marchal. (*Bull. Soc. belge de Microscopie*, 1892.)

SUR UN NOUVEAU RHOPALOMYCES, par Ém. Marchal. (*Revue mycologique*, janvier 1893.)

SCLÉROTES ET CORDONS MYCÉLIENS,

par C. Bommer.

Ce travail a paru dans le tome LIV des *Mémoires couronnés et Mémoires des savants étrangers*, publiés par l'Académie royale des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique. — 1894.

Le présent résumé a été fait par l'auteur.

Les modifications adaptatives de l'appareil végétatif sont particulièrement développées chez les Basidiomycètes et les Ascomycètes; elles peuvent être rapportées aux catégories suivantes : adaptations pour l'attaque, pour la protection, la propagation de l'espèce et l'accumulation des réserves nutritives.

Agglomérations mycéliennes des Basidiomycètes.

CORDONS MYCÉLIENS.

Scleroderma Pers.

Zone superficielle formée d'éléments minces indépendants dont certaines hyphes représentent des organes d'absorption; masse interne à structure pseudo-parenchymateuse avec hyphes à grand diamètre contenant de l'oxalate de chaux.

Cyathus striatus Hoffm.

Haut degré de différenciation: hyphes corticales protectrices, non vivantes; moelle formée d'un tissu fondamental d'hyphes minces, hyphes vasculaires localisant les réserves, de nature grasse, hyphes larges à cristaux d'oxalate de chaux localisant les produits d'excrétion.

Collybia platyphylla Fr.

Épaississement des grosses hyphes de la moelle constituant une accumulation de matières de réserve cellulosiques; hyphes vasculaires très développées; enchevêtrement des hyphes corticales donnant aux cordons une très grande résistance; hyphes superficielles fonctionnant comme organes d'absorption.

Phallus impudicus L.

Analogie des cordons mycéliens avec ceux de *Collybia platyphylla* avec en plus une couche superficielle pseudo-parenchymateuse d'éléments larges à parois minces; épaississement des hyphes interprété erronément comme une substance intercellulaire mucilagineuse; zone corticale interne riche en glycogène.

Gros cordons cheminant dans le sol à une certaine profondeur et envoyant dans la couche d'humus superficielle des ramifications dont les unes portent des carpophores tandis que les autres se transforment à leur extrémité en mycélium diffus essentiellement assimilateur; disposition en colonie des carpophores produits par un mycélium commun.

Agglomérations mycéliennes compactes.

Polysaccum De Cand.

Pseudo-stipe formé par un groupement d'hyphes de deux espèces et de structure tout à fait comparable à celle des cordons de *Scleroderma.* Ce groupement du mycélium est destiné à le protéger contre la sécheresse, *Polysaccum* habitant des stations très arides.

Polyporus tumulosus Cke et *Polyporus lucidus* Fr.

Mycélium se condensant en grandes masses englobant une forte proportion de particules terreuses. Chez *P. lucidus*, ces agglomérations, formées de mycélium à peine différencié et recouvertes d'un tissu cortical, sont pérennantes et peuvent donner naissance à des carpophores plusieurs années de suite.

Sclérotes.

Collybia tuberosa Bull.

Sclérote à point végétatif défini établissant la transition entre les cordons et les sclérotes proprement dits. Chez *Collybia cirrhata* Pers., le sclérote peut produire des cordons.

Armillaria mellea Vahl.

Le point de départ de la formation des rhizomorphes est un sclérote et les rhizomorphes peuvent produire des sclérotes massifs très développés.

Lentinus Woermanni Cohn et Schröter.

Sclérote caractéristique de grandes dimensions; accumulation de réserves cellulosiques dans la membrane des hyphes minces qui finissent par se transformer en masses compactes de cellulose; il en est de même chez *Lentinus scleroticola* G. Murr.

Polyporus umbellatus Fr.

Sclérote formé de gros rameaux noirâtres à substance interne blanche et compacte, se développant dans le sol au pied des Hêtres et des Chênes.

Écorce très distincte formée par la sclérotisation des hyphes superficielles qui finissent par se fusionner en une masse amorphe formant un revêtement imperméable.

Zone de tissu sous-cortical formé d'hyphes filamenteuses, puis zone d'hyphes plus larges contenant de l'oxalate de chaux; enfin moelle caractérisée par des hyphes très épaisses, noueuses, d'aspect coralloïde ou même tuberculeuses, à réserves cellulosiques, mélangées à des hyphes minces; réserves glycogéniques très peu abondantes.

Mycélium se développant d'abord sous une forme filamenteuse dans les racines des Chênes et des Hêtres, d'une manière analogue à celle qu'on observe chez *Pachyma cocos* Fr.

Une croissance plus définie que celle des autres gros sclérotes donne à celui de *P. umbellatus* son allure en longs rameaux se divisant et s'anastomosant de manière à occuper dans le sol un espace pouvant atteindre un demi-mètre cube.

Jeunes rameaux en voie de croissance à tissu médullaire peu différencié, à surface formée d'hyphes filamenteuses absorbantes, de l'activité assimilatrice desquelles dépend l'accroissement d'ailleurs fort lent du sclérote rameux.

Blessures amenant avec une très grande rapidité la formation de l'écorce sclérotisée au point lésé; ces zones sclérotisées protectrices peuvent aussi se former au milieu de la moelle, par exemple pour la défendre contre l'attaque des rhizomorphes d'*Armillaria mellea.*

Pachyma cocos Fr.

Sclérote de type analogue à celui de *P. umbellatus,* mais à hyphes coralloïdes beaucoup plus nombreuses et plus développées.

Fructification vaguement indiquée par un passage de Rumphius et paraissant se rapporter soit à une Clavariée, soit à un carpophore mal formé de *Lentinus.*

Polyporus tuberaster Fr.

Agglomération mycélienne devant être considérée comme un vrai sclérote; hyphes filamenteuses très rares, hyphes coralloïdes formant la masse de tissu interne.

Couche filamenteuse périphérique comme chez *Pachyma cocos,* dépourvue d'éléments minéraux et constituant une véritable écorce.

Zone sclérotisée superficielle à éléments fusionnés.

Polyporus sacer Fr.

Accumulation des réserves se localisant dans les cellules terminales, à protoplasme abondant, des hyphes filamenteuses; elle se fait par l'apposition successive de couches de cellulose qui finissent par transformer la cellule primitive en une grosse masse ovoïde compacte, présentant parfois un aspect stratifié. Cette structure concentrique est beaucoup plus manifeste dans les productions analogues du sclérote d'une espèce voisine, *Polyporus rhinoceros* Cke.

Agglomérations mycéliennes des Ascomycètes.

Cordons mycéliens.

Cordyceps ophioglossoïdes Link.

Structure très peu différenciée, sans localisation de réserves nutritives.

Poronia Doumetii Pat.

Cordons très différenciés adaptés contre la sécheresse. Couche superficielle d'hyphes larges et aplaties, à paroi épaisse, formant un véritable épiderme, émettant de longues hyphes cloisonnées formant un véritable feutrage autour du cordon; très grande proportion d'oxalate de chaux dans le tissu de la moelle.

Sclérotes.

Xylaria Tulasnei Nits.

Moelle analogue à celle du sclérote de *Collybia racemosa* Pers., écorce ressemblant à celle du cordon de *Poronia Doumetii* et formant aussi une sorte d'épiderme.

Cordon reliant le carpophore au sclérote formé comme les rhizomorphes d'*Armillaria mellea* par l'expansion des tissus du sclérote doué de croissance localisée.

Xylaria vaporaria Berk.

Moelle formée d'hyphes filamenteuses larges à parois très épaisses et d'hyphes étroites à parois minces; zone périphérique de la moelle à hyphes larges à parois très minces, entièrement remplies de glycogène.

Isaria densa Fr.

Tissu sclérotique compact remplissant le corps des larves de Hanneton, formé d'hyphes larges abondamment pourvues de matières de réserve, glycogéniques d'abord, grasses ensuite.

De semblables sclérotes peuvent produire chez d'autres espèces, telles que *Cordyceps Taylori,* des cordons propagateurs très développés, analogues à ceux des Basidiomycètes.

TYPES CRITIQUES.

Sclerotium stipitatum Berk.

Corps arrondis d'aspect sclérotiforme portés à l'extrémité d'une sorte de rhizomorphe et dont le tissu possède d'abondantes réserves glycogéniques. Ils semblent dus à l'hypertrophie du cordon mycélien qui existe à leur base.

Ces productions se trouvent toujours dans les nids de Termites auxquels les Hindous attribuent leur formation. Cette station particulière, aussi bien que les caractères morphologiques de *S. stipitatum,* peuvent faire songer à un rapprochement avec les « Pilzgärten » décrits par Möller.

Mylitta australis Berk.

Corps volumineux durs, compacts, formés d'une substance cornée et translucide à l'état sec, parcourue par des veinules de tissu blanchâtre. Partie translucide du tissu interne offrant une grande analogie de structure avec celui des sclérotes d'Hyménomycètes à réserves cellulosiques, formée d'hyphes ramuleuses massives très épaissies, mélangées à des hyphes filamenteuses plus minces.

Il existe en outre des hyphes renflées, ovoïdes, pouvant prendre une forme sphéroïdale; elles renferment dans leur cavité un corps arrondi, à surface verruqueuse, offrant les dimensions et les caractères d'une spore de Tubéracée.

Mylitta paraît donc devoir être rapporté au groupe des Tubéracées et se rapproche beaucoup par sa structure du genre *Terfezia*; mais d'autre part *Mylitta* donne parfois naissance à un Polypore, *Polyporus Mylittae* Cke et Mass., dont l'hyménium peut même se développer à l'intérieur de son tissu, ce qui démontre que ce champignon n'est pas un parasite de *Mylitta.*

Comme *Mylitta* possède des organes reproducteurs typiques d'Ascomycète, on ne peut donner d'autre interprétation à *P. Mylittae* que de le regarder comme une fructification conidienne d'une Tubéracée.

Si cette conclusion semble exacte dans le cas de *M. australis,* on doit admettre d'une manière générale la dépendance des Basidiomycètes par rapport aux Ascomycètes, suivant l'opinion émise par De Bary que les Basidiomycètes et les Urédinées peuvent être des formes conidiennes d'Ascomycètes.

CONCLUSIONS.

Les caractères morphologiques permettent seuls de se faire une idée d'ensemble des modes de condensation du mycélium des Basidiomycètes et des Ascomycètes; en raison de leur caractère exclusivement adaptatif, ces agglomérations mycéliennes ne sont en effet reliées les unes aux autres par aucun lien génétique.

Elles peuvent exister à des degrés très variables chez des formes voisines et être remarquablement semblables dans des groupes très éloignés. C'est ainsi qu'il n'y a pas de différence tranchée entre les agglomérations mycéliennes des Basidiomycètes et des Ascomycètes; chez ces derniers, on remarque seulement une richesse de formes et une différenciation moins grandes, et les divers types de modification sont représentés par un nombre d'exemples plus restreint.

La classification la plus rationnelle devrait être basée sur les fonctions de ces formations particulières, mais elle aurait l'inconvénient d'amener de grandes confusions, certains types devant faire partie de plusieurs catégories différentes.

NOTE PRÉLIMINAIRE

SUR

L'ANATOMIE DES BROMÉLIACEES

PAR

A. DE WÈVRE (1)

Depuis quelques années, les botanistes sont à la recherche de caractères tirés de la structure anatomique pour distinguer les familles, les genres et les espèces.

C'est ce que Vesque a fait pour différents groupes; Duval-Jouve, pour les Graminées et les Cypéracées; Bertrand, pour les Conifères; Pirotta, pour les Oléinées; M.-K. Müller, pour les Clusiacées, Hypéricacées, Diptérocarpées et Ternstrœmiacées; Pax, pour les Euphorbiacées; Kamienski, pour les Primulacées; Born, pour les Labiées et les Scrophularinées; Maury, pour les Plombaginacées; Lignier, pour les Mélastomacées, les Calycanthacées et les Myrtacées, etc.

Cette méthode présente le grand avantage de rendre possible la détermination du groupe auquel appartient une plante dont on ne possède qu'un morceau de feuille; car c'est surtout sur les caractères anatomiques tirés de cet organe que l'on s'appuie.

---

(1) Cette note a paru dans le *Bulletin de la Société royale de Botanique de Belgique*, t. XXVI, 2e partie, 12 novembre 1887.

J'ai cru qu'il serait utile de faire la même chose pour les Broméliacées, végétaux qui offrent un intérêt spécial à cause de leur mode de végétation. On sait, en effet, que la plupart croissent en épiphytes sur les arbres des forêts tropicales.

La note que je présente aujourd'hui n'est que l'ensemble des conclusions d'un travail beaucoup plus étendu qui sera publié ultérieurement.

Les caractères extérieurs permettent déjà de dire avec beaucoup de probabilité si l'on a affaire à une plante de la famille des Broméliacées. Leurs feuilles allongées à bords souvent épineux, épaisses, coriaces, alternes, dont les bases se réunissent pour former habituellement une espèce d'urne, les font déjà reconnaître.

Il n'y a guère que quelques groupes voisins, tels que ceux des Liliacées, Iridées, Amaryllidées et Pandanées, dont les feuilles possèdent un facies rappelant celui des Broméliacées.

On pourra alors avoir recours aux indications que l'anatomie nous fournit et qui permettent de les en distinguer avec certitude.

Les caractères anatomiques que je vais indiquer sont déduits non seulement de mes observations personnelles sur environ soixante-dix espèces de Broméliacées, mais encore des travaux de Pfitzer, Westermaier, de Bary, Schwendener et principalement de l'étude anatomique qu'un botaniste suédois, Cedervalt, a récemment faite. Ce dernier auteur a examiné la structure d'une soixantaine d'espèces appartenant à des genres différents.

1° Le caractère le plus important, celui que toute feuille de Broméliacée m'a présenté, consiste dans la présence des poils écailleux.

Ce sont des plaques d'une seule épaisseur de cellule, portées par un pied central pluricellulaire. Ces poils sont de formes diverses. C'est à ce revêtement pileux que les feuilles doivent leur aspect argenté.

Chez certaines espèces, ces poils n'existent que vers la base et sont très clairsemés; on ne peut les voir qu'en pratiquant des coupes parallèles à la surface.

On a indiqué (¹) des poils écailleux chez différentes feuilles, notamment parmi les Oléinées, Jasminées, Éléagnées, ainsi que chez le *Solanum argenteum*, le *Croton nitens*, le *Myrica cerifera*, l'*Hippuris*, et sur les jeunes feuilles des Palmiers, mais il suffira de faire une coupe de tige pour reconnaître des plantes dicotylées, et par conséquent pour les distinguer des Broméliacées. Quant aux Palmiers, leurs poils étant caducs, on ne les retrouve plus à l'état adulte ; de plus l'hypoderme aqueux de leurs feuilles est très peu développé, contrairement à ce qui a lieu dans les Broméliacées, et se réduit à une ou deux rangées de petites cellules.

J'ai remarqué une Liliacée, l'*Astelia Banksii*, qui ressemble beaucoup à certaines Broméliacées du groupe des *Pitcairnia ;* les feuilles sont allongées et présentent à la face inférieure l'aspect argenté caractéristique des plantes qui nous occupent. Examinée au microscope, cette plante diffère entièrement, par ses caractères anatomiques, des Broméliacées. En effet, les poils ne sont pas écailleux comme ils le paraissent à l'œil nu ; l'hypoderme aqueux ne comprend qu'une seule assise de cellules ; l'épiderme présente des cellules beaucoup plus grandes que celles que l'on voit chez les Broméliacées.

2° On ne voit jamais d'assise en palissade bien développée. Les cellules les plus externes du mésophylle de certaines espèces sont, il est vrai, très légèrement plus allongées que les autres, mais on ne peut pas considérer cela comme un tissu palissadiforme.

L'absence des cellules en palissade différencie les végétaux dont nous nous occupons d'avec les feuilles des dicotylées, où cette assise est presque toujours présente.

3° Les stomates sont disposés en séries, séparées par des bandes qui en sont dépourvues.

Les cellules qui entourent les stomates sont toujours au nombre de quatre, dont deux parallèles à l'ostiole et les deux autres perpendiculaires à cette ouverture.

(¹) VAN TIEGHEM, *Traité de botanique*, p. 639.

4° Il est bon de signaler un tissu que l'on trouve chez toutes les Broméliacées, l'hypoderme aqueux, et qui peut aussi leur servir de signe caractéristique, quoiqu'il ne leur soit pas exclusivement propre. En effet, on le rencontre aussi chez les Palmiers, les Pandanées, certaines Amaryllidées, etc.

Ce tissu constitue chez l'*Ananassa macrodosus* et chez quelques autres Broméliacées près des trois quarts de l'épaisseur de la feuille.

Il est composé d'éléments cellulaires tantôt polygonaux, tantôt allongés, parfois aussi de ces deux formes.

On peut encore signaler quelques caractères d'importance moindre; tels sont :

5° En coupe tangentielle, les cellules épidermiques ont toujours les parois ondulées.

Ce caractère est commun à beaucoup de plantes.

6° Les cellules épidermiques ont généralement les parois très épaisses; il est rare d'en trouver à membrane mince.

Les épaississements sont tantôt sur la paroi externe, tantôt sur la paroi interne.

7° Les faisceaux fibro-vasculaires, habituellement très nombreux, qui parcourent la feuille dans toute sa longueur, sont à structure collatérale et entourés d'une gaine scléreuse généralement très forte, surtout chez les espèces à feuilles longues.

8° Comme la plupart des monocotylées, les plantes de cette famille possèdent de l'oxalate de chaux en raphides, très rarement sous forme de prismes (*Caraguata Zahnii*).

Bruxelles, Laboratoire de physiologie
et d'anatomie végétales.

SUR

LES SPHÈRES ATTRACTIVES

DANS

QUELQUES CELLULES VÉGÉTALES

PAR

É. DE WILDEMAN (¹)

Grâce aux belles recherches de Éd. Van Beneden (²), nous connaissons dans les œufs de l'*Ascaris megalocephala* l'existence, pendant la division nucléaire, de masses particulières auxquelles il donne le nom de « sphères attractives ». Ces masses joueraient un rôle considérable dans la caryocinèse. Leur étude a été reprise, dans ces derniers temps, par plusieurs auteurs. Dès 1888, Boveri (³) a exposé les résultats de ses observations, qui sont venues confirmer celles de Van Beneden.

Ces différentes recherches avaient été faites sur les cellules embryonnaires des organismes animaux pendant la division nucléaire. Mais depuis la publication de ces travaux, les mêmes corps ont été retrouvés dans les cellules d'un assez grand nombre

---

(¹) Cette note a paru dans les *Bulletins de l'Académie royale de Belgique*, 3ᵉ série, t. XXI, nº 5, pp. 594-603, 1891.

(²) ÉD. VAN BENEDEN et NEYT, *Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale.* (BULL. DE L'ACAD. ROY. DES SCIENCES, ETC., 1887, t. XIV, p. 215.)

(³) Dʳ TH. BOVERI, *Zellen Studien*, Heft 2. Iéna, 1888.

d'animaux, même en dehors des phases de la caryocinèse (¹).

Dans le règne végétal, on ne possédait pas, jusqu'à ces derniers temps, de données certaines sur la présence de sphères attractives, lorsqu'au mois de mars dernier, Guignard, professeur à l'École de pharmacie de Paris, présenta à l'Académie des sciences une note intitulée : *Sur l'existence des sphères attractives dans les cellules végétales* (²).

Des observations que j'ai commencées récemment m'ont fourni des résultats analogues pour un certain nombre de cellules végétales. Il est fort probable que nous avons affaire là à des organes constants de la cellule et qu'on les retrouvera associés à presque tous les noyaux.

Ces sphères attractives sont constituées, dans leur état typique, par une petite masse centrale ou centrosome, qui se colore un peu plus vivement que le reste du protoplasme environnant par les réactifs colorants. Cette masse est entourée d'une zone hyaline mince qui se trouve, à son tour, environnée d'une zone plus épaisse, granuleuse. Les granulations de cette enveloppe peuvent, dans certains cas, se disposer radialement; c'est ce que l'on voit surtout se produire dans les phases de division. Ces stries radiales donnent ainsi lieu aux étoiles si souvent figurées.

Dans la cellule au repos, la sphère attractive se trouve située dans le voisinage du noyau et paraît avoir une position indéterminée par rapport à celui-ci. Dans les cellules dont le noyau est en division, la sphère se dédouble et l'on voit chacune des deux nouvelles sphères disposée à l'un des pôles du fuseau.

Il y a longtemps déjà, Hugo von Mohl a décrit et figuré, dans les cellules mères des spores d'une Hépatique (*Anthoceros lævis*), une masse granuleuse contenant du protoplasme et de la chlorophylle, qui paraît se conduire de la même manière que les sphères attractives. Le travail de Mohl, qui a été publié en 1839 dans le *Linnæa*

(¹) W. Flemming, *Attraktionssphären und Centralkörper in Gewebeszellen und Wanderzellen.* (Anatomischer Anzeiger, 1891, nº 3.)

(²) *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris,* t. CXII, 9 mars 1891.

et réimprimé dans ses *Vermischte Schriften* en 1846, est accompagné de figures très intéressantes (1).

Strasburger, reprenant l'étude de ces cellules mères, nous a montré, dans son beau livre *Zellbildung und Zelltheilung* (2), les phases par lesquelles passent ces masses durant les phénomènes de division. Les figures du travail de Strasburger sont comparables à celles du mémoire de Mohl. Longtemps avant la division nucléaire, on observe une masse granuleuse qui entoure presque complètement le noyau. Cette masse augmente de volume, se divise; il se forme alors deux espèces de calottes qui sont contiguës au noyau. Chacune de celles-ci se divise à son tour, et il en résulte ainsi quatre agglomérats de matière protoplasmique granuleuse qui vont se placer aux quatre sommets de la tétrade. Alors seulement commence la division nucléaire.

Strasburger n'indique pas de centrosome à l'intérieur de ces masses. Il n'est d'ailleurs pas facile d'étudier leur constitution, ces amas étant en grande partie formés par une accumulation de protoplasme granuleux. En 1880, au moment où Strasburger publiait son mémoire, on n'avait pas encore attiré l'attention sur les sphères attractives.

Une masse granuleuse analogue se rencontre chez l'*Isoetes Durieui*. Strasburger a figuré les stades de division des cellules mères de spores (3) dans la première édition de son travail (4).

Dans les Mousses, nous retrouvons les mêmes masses. Les espèces dans lesquelles je les ai recherchées sont : *Funaria hygro-*

---

(1) H. VON MOHL, *Vermischte Schriften botanischen Inhalts*. Tübingen, 1846, p. 84, tab. IV.

(2) STRASBURGER, *Zellbildung und Zelltheilung*. Iéna, 1880, pl. X, fig. 145-166.

(3) STRASBURGER, *Ueber Zellbildung und Zelltheilung*. Iéna, 1875, pl. VI, fig. 93-100.

(4) Dès 1887, M. le professeur Errera avait, dans son cours, attiré l'attention sur l'analogie qui existe entre ces masses et les sphères attractives que Van Beneden venait de décrire. GUIGNARD, *Fécondation* (BULL. SOC. BOT. DE FRANCE, t. XXXVI, 1890, p. CXXXVIII), cite également l'*Anthoceros* et l'*Isoetes* à propos des sphères attractives.

metrica, Ceratodon purpureus, Bryum cæspiticium. Pour retrouver ces masses, on prend de jeunes urnes, on enlève la coiffe et l'opercule; en pressant alors légèrement sur la base de la capsule, on fait sortir la columelle entourée des cellules mères que l'on recueille dans une gouttelette d'eau. Les observations que j'ai pu faire sur les cellules mères des spores chez ces Mousses, ne sont pas encore assez nombreuses ni assez approfondies pour que je puisse homologuer ces masses bien visibles avec les sphères attractives typiques, telles que nous les connaissons dans le règne animal et dans certaines cellules végétales. On peut les suivre pendant un certain temps dans les cellules vivantes (cf. fig. 1-4); j'aurai d'ailleurs à revenir sur les stades de division des cellules mères des spores de Mousses et sur ces masses attractives, dans un travail ultérieur.

D'autres végétaux m'ont fourni des matériaux d'étude meilleurs et plus faciles à interpréter. Mais il a fallu recourir ici à des matériaux fixés et colorés, l'examen à l'état frais ne donnant pas de résultats assez nets. Le fixateur employé est l'acide chromo-acétique (¹). Après un lavage énergique à l'eau pure, on colore les matériaux par le vert malachite. La matière colorante a été au préalable dissoute dans de la glycérine, puis étendue de beaucoup d'eau. La coloration par les carmins aluné et boracique, que j'ai essayés à diverses reprises, m'a donné de bien moins bons résultats. Il en est de même pour les deux fixateurs acide osmique et acide picrique.

Le *Spirogyra* (fig. 5-10), traité de cette façon, m'a montré des sphères attractives absolument typiques, soit que nous considérions le noyau à l'état de repos, soit que nous le considérions dans une de ses phases de division. Dans ce dernier état cependant, la grande quantité de protoplasme rassemblé aux deux pôles du fuseau, empêche fréquemment de voir avec netteté la zone granuleuse qui entoure le centrosome. Ce dernier s'aperçoit souvent assez facilement entouré d'une auréole claire. Un autre écueil dans

---

(¹) Acide chromique, 0.70; acide acétique glacial, 0.30; eau, 100.

l'étude de la sphère attractive des *Spirogyra*, c'est la présence des bandes de chlorophylle avec leurs pyrénoïdes et leurs grains d'amidon; c'est ce qui fait que l'on ne peut, dans bien des cas, observer qu'un seul des corps attracteurs. Dans la cellule au repos, il est plus facile de se rendre compte de la structure de la sphère.

A ce stade, les masses attractives se présentent sous le même aspect que celui que Boveri a figuré (¹). Elles répondent donc complètement à la description que j'ai reproduite plus haut; on peut ainsi les distinguer aisément des pyrénoïdes et des grains d'amidon, qui ne se trouvent d'ailleurs pas au même niveau dans la cellule. Les figures 9 et 10 permettent de se rendre compte des différences qui existent entre les sphères attractives et les masses amylacées logées dans les sphères chlorophylliennes.

Au repos, je n'ai réussi à trouver généralement qu'un seul centrosome, sauf dans quelques cas qui présentaient probablement une prophase de division; le noyau était en effet déjà assez fortement gonflé. Cet état est représenté dans la figure 9.

Quant à l'origine du fuseau, l'étude de la division des cellules chez ces Algues prouve, de la façon la plus complète, que les stries achromatiques des figures caryocinétiques ont leur origine dans le protoplasme, comme le soutiennent avec raison Strasburger, Guignard et Went (²).

Les espèces de *Spirogyra* que j'ai pu étudier au point de vue des corps attracteurs sont les *Spirogyra jugalis* et *nitida*. Cette dernière espèce est de beaucoup préférable; les sphères y sont mieux visibles et les bandes de chlorophylle sont souvent plus espacées que dans le *Spirogyra jugalis*.

Chez certains *Equisetum* (³) nous avions cru reconnaître un centrosome. Dans les spores encore très jeunes et bien arrondies de ce

---

(¹) Boveri, *Zellen Studien*, Heft 2, pl. II, fig. 29 *b*.

(²) Went, *Beobachtungen über Kern und Zelltheilung*. (Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., 1887, Bd V, Heft 7.)

(³) [Les paragraphes relatifs aux *Equisetum* ont été remaniés en 1907.]

Cryptogame, on observe, accolée au noyau qui remplit à lui seul la presque totalité de la cavité cellulaire, une espèce de vacuole hyaline qui tranche fortement sur le reste du contenu cellulaire granuleux.

Dans les cellules mères, au moment où le fuseau nucléaire est formé, on voit, à chacune des extrémités, une sorte de masse spécialisée. Ces masses sont souvent difficiles à différencier du protoplasme environnant très granuleux. On peut remarquer fréquemment, aux extrémités du fuseau, des stries rayonnantes. A un stade plus avancé encore, les masses qui se trouvent aux pôles se dédoublent et semblent préparer ainsi la division future. A cet état, leur constatation dans la cellule devient encore plus difficile, car il se forme vers le même moment un amas plus ou moins réfringent, qui se trouve disposé souvent tout autour de la figure de division, et empêche de bien saisir les différenciations qui se passent aux extrémités du fuseau.

Cet amas servira plus tard à la constitution des membranes séparatrices des spores.

La première caryocinèse a donné naissance à deux noyaux filles, qui, à leur tour, vont se diviser; mais avant cette nouvelle division, ils se placent en croix de manière que les quatre noyaux qui vont résulter de cette bipartition, se trouveront au sommet d'un tétraèdre.

Strasburger, qui a étudié également la division chez l'*Equisetum*, n'a pas pu voir ces différents détails, par le fait que ses observations ont porté sur des matériaux fixés par l'alcool. Ce réactif ratatine le contenu des cellules mères et change ainsi fortement leur aspect.

Laboratoire d'anatomie et de physiologie végétales
de l'Université libre de Bruxelles, 4 mai 1891.

EXPLICATION DE LA PLANCHE

(Toutes les observations ont été faites avec l'objectif apochromatique à sec 0.95 N. A. et l'oculaire compensateur 12 de Zeiss, éclairage Abbe, lumière artificielle.)

Funaria hygrometrica.

FIG. 1-4. — Différents états de la masse : fig. 1, masse unique entourant le noyau; fig. 2, 3 et 4, masses divisées.

Spirogyra nitida.

FIG. 5-8. — Différentes formes présentées par les sphères attractives.

FIG. 9. — Sphère attractive à deux centrosomes. A gauche du dessin, on voit une bande de chlorophylle avec pyrénoïdes et grains d'amidon.

Spirogyra jugalis.

FIG. 10. — Prophase de division; à droite s'aperçoit une des sphères; à gauche elle est cachée par une spire chlorophyllienne. Ce dessin montre très bien la naissance extranucléaire des stries du fuseau.

FIG. 11. — Fin de la division; les deux noyaux possèdent chacun une sphère *s* et un nucléole *n*.

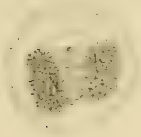
Equisetum limosum.

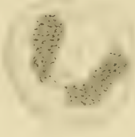
FIG. 12. — Masses spécialisées aux pôles du fuseau; à gauche s'aperçoit déjà l'amas réfringent qui servira à former la cloison séparatrice des spores.

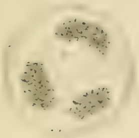
FIG. 13. — Seconde bipartition de la masse, vers le bas de la figure; les masses du haut ne sont pas visibles, cachées sans doute par l'amas réfringent.

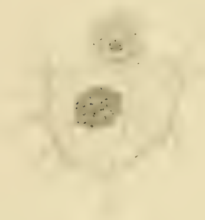
FIG. 14-15. — Deux stades de division, accompagnés à l'équateur de deux amas réfringents semi-lunaires.

FIG. 16. — Amas réfringents analogues entourant presque complètement le noyau.

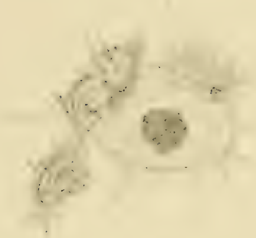

2

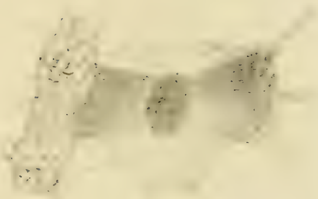

3

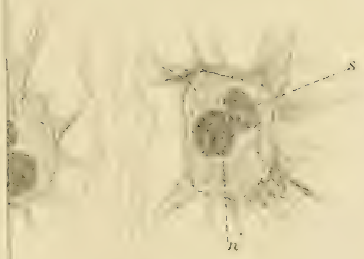

4


6

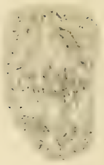
7

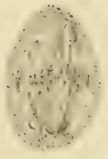

9

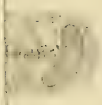

10

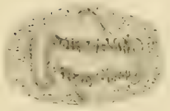


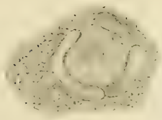
11


13

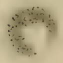

12

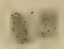

14

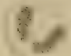

15

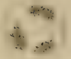

16

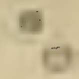
A. Hacha, lith.

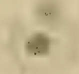

1

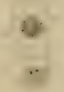

2

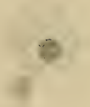

3

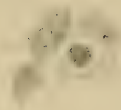

4

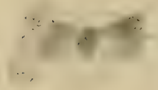

5

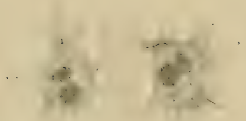

6


7

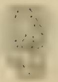

8

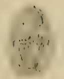

9

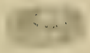

10

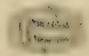

a b

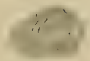
11


12


13


14


15


16

E. De Wildeman ad nat. del.

A. Hache lith.

NOTE

SUR

UN TRONC DE HÊTRE A CŒUR ROUGE

PAR

LÉO ERRERA (¹)

Le bois de Hêtre est constitué, comme on sait, par des vaisseaux (*v*, dans notre croquis), des trachéides, du parenchyme ligneux (*p*) et des fibres ligneuses (*f*) [« Fasertracheïden » de Strasburger (²)], outre les rayons médullaires (*r*).

Dans le secteur de bois qui m'a été soumis par M. Wesmael, une partie rouge centrale est nettement marquée : elle mesure 2 centimètres à 2cm5 à partir du centre, soit 5 centimètres environ de diamètre. Sa couleur est due au contenu des cellules des rayons médullaires et du parenchyme ligneux, qui s'est transformé en amas rougeâtres, d'aspect grumeleux et résineux. Ces amas sont mélangés, dans certaines cellules, de gouttelettes réfringentes, également rougeâtres, visibles dans le croquis en *p'* et *r'* par exemple. Les vaisseaux sont remplis de thylles (*t*, *t'*) et présentent, çà et là,

---

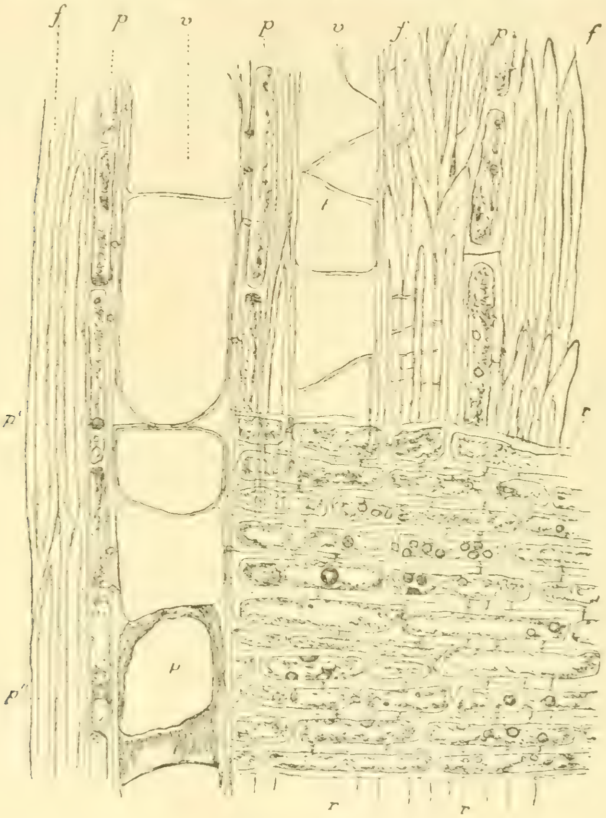
(¹) Cette note a paru dans le *Bulletin de la Société centrale forestière de Belgique*, 3e année, p. 311, mai 1896.

[Voir R. Hartig, *Das Rothholz der Fichte*, Sep.-Abdr., 1896.

C. De Lincé, *Le cœur rouge chez le Hêtre*, dans l'*Ingénieur agricole de Gembloux*, 1901, confirme mes observations : il est d'avis que « la formation de ce duramen anormal paraît être sous la dépendance d'une absorption surabondante du fer ». Il ne fait pas intervenir de blessures ou de gélivures.]

(²) Strasburger, *Leitungsbahnen*, 1891, p. 271.

des bouchons translucides d'une substance gommeuse rougeâtre, planconcaves ou, plus ordinairement, biconcaves comme ceux que Temme a observés dans le bois au voisinage des blessures ([1]). Ces



Fagus silvatica.
Portion de bois du « cœur rouge ». — Coupe longitudinale radiale.
Croquis $^{280}/_{1}$.

sortes de bouchons se voient aussi parfois dans les cellules de parenchyme ligneux (ainsi en *p''*), où ils ont nécessairement un diamètre moindre; la substance qui tapisse le thylle t' est également de cette nature.

---

[1] Voyez A.-B. FRANK, *Die Krankheiten der Pflanzen*, 2e éd., 1895, p. 33, fig. 4 (*Prunus avium*).

Les portions de bois non rouges qui sont plus externes et, par conséquent, moins vieilles, offrent tout à fait la même structure anatomique que la région centrale dont il vient d'être question. Elles en diffèrent seulement par deux caractères : d'abord, il n'y a pas ou presque pas de thylles; ensuite, les grumeaux, amas et gouttelettes, tout en existant dans les cellules des rayons médullaires et du parenchyme ligneux, y sont beaucoup moins abondants et d'une teinte plus pâle, plus jaune.

Ces amas du contenu cellulaire, dans la région rouge et en dehors de celle-ci, se conduisent de la même manière vis-à-vis des réactifs : ils ne sont pas solubles dans l'eau; ils ne se dissolvent que très partiellement dans l'alcool absolu, même après plusieurs heures d'action; et ils renferment, en proportion assez notable, des substances du groupe des tanins (coloration bleu-noir par la solution aqueuse d'acétate de fer à 10 °/₀).

L'iode révèle une quantité modérée de grains d'amidon dans les cellules des rayons médullaires et du parenchyme ligneux des couches annuelles les plus externes du bois. Cette quantité va en diminuant vers le centre de l'arbre, mais, même dans la partie centrale rouge, il y a encore, par-ci, par-là, une cellule de rayon médullaire remplie de grains d'amidon bien caractérisés.

Changement de teinte, diminution de l'amidon, amas gommo-résineux et tanin dans les cellules, obstruction des vaisseaux par des thylles et par des bouchons de matière gommeuse, ce sont là des phénomènes très ordinaires lors de la transformation de l'aubier en cœur.

C'est donc une modification de cet ordre qui s'est produite au centre de notre Hêtre. Il est vrai que le Hêtre passe pour ne pas former de cœur proprement dit et, récemment encore, Strasburger décrivait un tronc de 124 ans qui n'en avait pas. Mais le même auteur parle d'un spécimen encore plus âgé, présentant un cœur brun foncé (1).

---

(1) Strasburger, *Leitungsbahnen*, p. 275.

R. Hartig, qui s'est occupé de cette question et se borne à distinguer chez le *Fagus silvatica* entre un aubier externe et un aubier interne, a observé chez certains Hêtres, jeunes ou vieux, une région centrale brun-noir qu'il considère comme un « faux cœur », c'est-à-dire comme une modification pathologique du bois au voisinage d'une blessure [1]. Il se peut qu'il en soit ainsi dans l'exemplaire qui m'a été soumis : j'y remarque, en effet, sur le pourtour de la région rouge, une zone peu étendue où le bois est devenu brun. C'est peut-être là la trace d'une gélivure survenue il y a une centaine d'années et qui aurait été le point de départ de la formation du « cœur rouge ». Si la question en valait la peine, on pourrait sans doute la résoudre par l'examen d'un nombre suffisant de ces Hêtres à cœur rouge de la forêt de Soignes : on s'assurerait de l'existence d'une trace de blessure à la périphérie de chacun de ces « cœurs rouges » et on en déterminerait aisément la date.

Au point de vue scientifique, le problème n'a pas grande portée, puisque les modifications du bois qui constituent le cœur normal et celles qui résultent d'une blessure sont tout à fait similaires : c'est là une remarque sur laquelle Frank et Temme ont insisté avec raison [2].

On peut dire, en général, que l'arbre exposé au centre à la putréfaction possible de sa moelle et de son vieux bois et, à la périphérie, à toutes les atteintes du milieu ambiant, se cuirasse d'avance, d'un côté par la production du cœur, de l'autre par celle du périderme.

---

[1] R. Hartig und R. Weber, *Das Holz der Rothbuche*, Berlin, 1888, pp. 31 et 32; R. Hartig, *Die Veränderungen des Holzkörpers mit zunehmendem Baumesalter, etc.*, *Untersuch. aus dem forstbot. Institut zu München*, Bd II et III, et *Allg. Forst- und Jagdzeitung*, avril 1884 (résumé par l'auteur dans *Botan. Centralblatt*, 1888, II, pp. 377-378).

[2] Voir la bibliographie dans Frank, *Op. cit.*, pp. 33-43.

LA RÉCAPITULATION ET L'INNOVATION
EN
EMBRYOLOGIE VÉGÉTALE

PAR

JEAN MASSART (1)

SOMMAIRE

LA RÉCAPITULATION ET L'INNOVATION EN EMBRYOLOGIE VÉGÉTALE.

Introduction 249

I. Ontogénie de la plantule 252

  1. *Radicule*. 255
  2. *Tigelle* 255
  3. *Cotylédons* 256
  4. *Feuilles primaires*. 267
    A. Feuilles primaires semblables aux feuilles suivantes 271
    B. Feuilles primaires succédant aux cotylédons hypogés. . . 277
      Feuilles primaires réduites 277
      Feuilles primaires opposées. 279
    C. Feuilles primaires des plantes grimpantes et volubles. . . . 280
    D. Feuilles primaires des plantes aquatiques 286
    E. Feuilles primaires récapitulatives 292

Résumé et conclusions 297

Bibliographie 300

---

(1) Cette note a paru dans le *Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique*, t. XXXIII, 1894, 1re partie.

II. ORGANOGÉNIE DE LA FEUILLE 302
1. *Disposition des feuilles* 303
2. *Forme des feuilles* 304
A. Organes transitoires 305
Poils 306
Glandes terminales 306
Stipules 306
Stipules assimilatrices 310
B. Limbe 311
Ramification terminale 311
Ramification latérale et ses divers types 311
Cladodes 313
Étiologie de la ramification 314
Exceptions à la règle 318
Feuilles plus spécialisées 320
3. *Structure des feuilles* 322
A. Parenchyme 322
B. Faisceaux 324
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS 325
BIBLIOGRAPHIE 327
TABLE ALPHABÉTIQUE DES GENRES CITÉS 328

INTRODUCTION

Le développement de l'individu présente en abrégé les diverses phases qu'a parcourues l'espèce dans le cours de son évolution : l'ontogénie résume la phylogénie. Voilà comment les auteurs énoncent d'ordinaire le principe de la récapitulation. Formulée en premier lieu par Fritz Müller dans son fameux *Für Darwin*, cette règle fut développée surtout par Haeckel dans plusieurs de ses ouvrages.

C'est chez les animaux qu'on rencontre en grand nombre les faits sur lesquels est basé le principe. Les Métazoaires passent par une phase gastrula, et l'on admet généralement que tous dérivent d'un ancêtre lointain, qui ne dépassait pas cette forme. Le cœur de l'homme présente successivement les caractères d'un cœur de Poisson et d'un cœur de Reptile; ici encore, on admet que les Mammifères proviennent de types analogues aux Poissons qui donnèrent des descendants reptiliens.

Disons tout de suite qu'aucun animal ne passe par toutes les formes qu'ont successivement revêtues ses ancêtres. D'une part, la sélection naturelle tend sans cesse à éliminer les phases inutiles; d'autre part, pendant le cours du développement individuel, l'organisme a besoin de se créer des organes dont ses ancêtres étaient totalement dépourvus; enfin, il n'est pas rare de constater des transpositions chronologiques : quoique les ancêtres éloignés de l'homme aient eu des dents, celles-ci apparaissent seulement lorsque les phases ancestrales sont depuis longtemps dépassées.

En embryologie végétale, les faits de récapitulation sont beaucoup plus rares, et les botanistes se sont à peine occupés de vérifier si le principe est applicable au développement des végétaux; ce qui tient en grande partie à ce que l'embryologie végétale ne forme pas un ensemble nettement défini comme l'embryologie animale. Ici, l'on n'a qu'à suivre l'œuf depuis ses premières segmentations jusqu'au moment où il a produit un individu sexué : en effet, l'animal cesse de croître dès qu'il a atteint l'âge adulte. La plante, au contraire, croît d'une manière indéfinie : chaque année, un chêne forme de nouvelles racines, de nouveaux bourgeons, de nouvelles fleurs; aussi le botaniste doit-il s'occuper d'abord de l'évolution de l'œuf en une jeune plante, puis sur celle-ci, pendant toute la durée de son existence, du développement de ses divers organes. Chez l'animal, un appareil reste en activité jusqu'à la mort; chez la plante, les organes vieillissent vite (¹) et sont remplacés par d'autres : elle porte successivement un grand nombre d'organes « homodynames » (entrenœuds, feuilles, racines, fleurs, etc.), ayant même valeur morphologique. Mais, sur un même individu, ces parties sont souvent fort dissemblables. (Voir, par exemple, *Sagittaria*, fig. 1 (²), *Lathyrus Aphaca*, fig. 37, *Sicyos angulatus*, IV, 64 à 67, et *Phyllocactus crenatus*, IV, 68 à 73.) Nous aurons donc, pour chaque espèce végétale, à étudier la formation de la plantule et la succession des rameaux, des feuilles, etc., que présente un même individu (*ontogénie*), et, en second lieu, à examiner comment se forme chaque organe en particulier (*organogénie*).

⁂

Les matériaux pour ce travail nous ont été fournis principalement par le Jardin botanique de l'État, à Bruxelles. Nous sommes heureux de pouvoir remercier ici MM. Crépin, Marchal et Lubbers.

(¹) L'animal élimine au dehors les résidus de sa nutrition; la plante ne peut excréter ses déchets que sous forme de vapeurs ou de gaz (eau, anhydride carbonique); les matières solides restent dans les tissus et les encrassent. Aussi les végétaux perdent-ils périodiquement les portions vieillies (feuilles, écorce, etc.); quant aux tissus dont la plante ne peut se débarrasser, ils ne fonctionnent activement que dans leurs parties jeunes.

(²) Les figures dans le texte sont indiquées par « fig. » suivi du numéro; les figures des planches sont indiquées par le numéro de la planche (en chiffres romains), suivi du numéro de la figure.

Dans la première partie, nous nous occuperons des organes successifs que présente un individu végétal et nous chercherons à établir, pour chaque organe, ce qu'il possède en fait de legs ancestraux. Ceux-ci, on s'en assurera bientôt, sont rares : les plantes varient avec une telle facilité que les caractères ancestraux sont bientôt effacés pour faire place à des caractères adaptatifs récemment acquis.

Nous limitons notre étude aux stades jeunes du végétal. Après avoir brièvement indiqué comment se fait le développement de l'œuf en embryon, nous nous occuperons de la plantule issue de l'embryon lors de la germination. La radicule et la tigelle offrent peu d'intérêt, mais nous étudierons d'une manière plus approfondie les premières feuilles : cotylédons et feuilles primaires. Nous aurons à comparer celles-ci aux feuilles définitives de la plante, et, chemin faisant, nous rencontrerons quelques exemples typiques de récapitulation. Enfin, nous essaierons de dégager quelques conclusions, quant aux causes de la rareté de la récapitulation dans l'ontogénie des végétaux.

I. — ONTOGÉNIE DE LA PLANTULE.

Pendant le développement de l'œuf en embryon, le jeune organisme se nourrit aux dépens de la plante mère et son évolution est presque directe (¹); le plus souvent, il porte pourtant un organe transitoire, le suspenseur, qui par son allongement plonge l'embryon dans une masse nutritive, l'albumen. Parfois l'embryon présente d'autres organes transitoires. Chez le *Bruguiera eriopetala*, Haberlandt (**10**) (²) a constaté sur les cotylédons la présence de cellules destinées à puiser dans les tissus environnants la nourriture nécessaire à l'accroissement du volumineux embryon. Il est hors de doute que ce dispositif est une acquisition faite par ces plantes depuis qu'elles habitent les plages tour à tour inondées et délaissées par la marée; l'embryon doit être très gros au moment de sa mise en liberté, et la spécialisation de certaines de ses cellules a pour objet de favoriser sa croissance. — Dans certaines graines d'Orchidées, d'après Treub (**21**), l'albumen fait défaut et l'embryon se nourrit par son suspenseur : celui-ci s'étend hors de l'ovule et va se mettre en rapport avec les tissus environnants.

Ces faits n'ont, à notre sens, aucune valeur phylogénique; il n'en est plus de même des cas où l'embryon possède les rudiments d'une radicule qui ne s'accroît jamais. C'est ce qui a lieu, d'après Trécul (**20**), chez le *Nelumbium codophyllum*. Cette radicule rudimentaire est sans doute un organe ancestral qui n'a plus aucune fonction chez l'espèce en question et qui ne se maintient que par

---

(¹) On observe aussi chez les animaux que les espèces dont le développement se fait au sein de l'organisme maternel évoluent plus directement que celles qui mènent une vie libre.

(²) Les indications bibliographiques (en chiffres gras) relatives à la plantule sont réunies à la fin de cette partie du travail.

hérédité. Chez d'autres plantes aquatiques, les *Utricularia*, d'après Goebel (**8**), toute trace de radicule a disparu. S'il se produisait des graines de *Nelumbium* totalement dépourvues de radicule, elles auraient un avantage dans la lutte pour l'existence, puisqu'elles n'auraient plus à former d'organe inutile, et la disparition de la radicule serait bientôt accomplie.

Ainsi qu'on le voit, le développement de l'œuf en embryon est direct, à part quelques rares exceptions. La condensation de l'évolution est en rapport avec le mode de formation de l'embryon. Comme l'a dit Sachs, les Phanérogames sont des organismes vivipares.

⁂

Dès le moment de la germination, la plantule vit par elle-même, et elle est obligée de subvenir en grande partie à ses besoins; mais la graine emporte toujours avec elle une masse plus ou moins considérable de réserves aux dépens desquelles la germination débute. On comprend fort bien que les besoins de la plantule vivant partiellement aux frais de sa mère, ne soient pas les mêmes que ceux de l'adulte; aussi constaterons-nous, dans des cas nombreux, qu'elle diffère notablement de l'individu sexué. Divers auteurs, particulièrement Haberlandt (**9**) et Klebs (**15**), ont montré comment l'embryon absorbe le contenu de la graine, comment il quitte l'enveloppe, comment il perce la couche de terre pour arriver à la lumière, comment il déploie ses cotylédons, etc. Nous croyons inutile d'insister ici sur ces adaptations, puisque, dans le cours de cette étude, nous aurons à diverses reprises l'occasion de nous en occuper.

Il est remarquable que très souvent chaque bourgeon parcourt les diverses phases par lesquelles passe la plantule. Le bourgeon hivernant de *Sagittaria sagittifolia* (fig. 1) donne au printemps des feuilles rubanées, immergées, puis des feuilles flottantes, enfin des feuilles sagittées. La plantule avait présenté exactement la même succession des feuilles. De même encore, on trouve à la base de chaque rameau de *Vicia Faba* quelques feuilles très réduites en tout semblables à celles qui se forment lors de la germination.

Dans la plupart des cas, nous pourrons montrer l'avantage que la plantule retire de la présence des feuilles primaires. Les conditions dans lesquelles se trouve le bourgeon pendant les premiers temps de sa croissance, ne sont pas sans analogie avec celles de la plantule : le jeune bourgeon utilise les réserves accumulées dans lui et autour de lui, absolument comme l'embryon absorbe les réserves de la graine; les semences de *Sagittaria*, de *Nymphaea* et

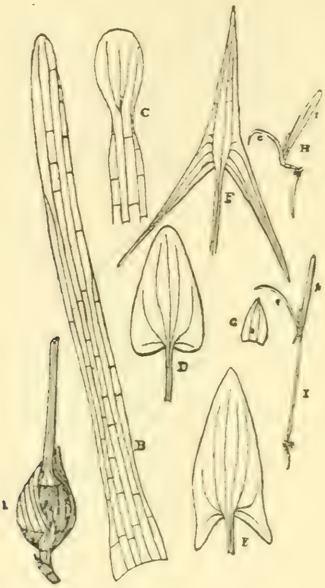


Fig. 1. — *Sagittaria sagittifolia.* — A. Bourgeon hivernant avec des feuilles membraneuses qui entourent la portion renflée et des feuilles enroulées qui protègent le bourgeon ($^1/_2$). — B. Feuille immergée ($^1/_5$). — C. Feuille immergée portant supérieurement un élargissement (limbe) ($^1/_5$). — D Feuille flottante avec des stomates à la face supérieure seulement ($^1/_5$). — E. Feuille flottante avec des stomates sur les deux faces ($^1/_5$). — F. Feuille aérienne ($^1/_5$). — G. Feuille protectrice des bourgeons floraux ($^1/_2$). — H. Plantule provenant d'une graine semée dans l'eau au-dessus de la vase ($^1/_2$). — I. Plantule provenant d'une graine semée dans l'eau sous une couche de vase ($^1/_2$). — Dans les figures H et I, C = cotylédon, 1 = 1re feuille.

d'autres plantes aquatiques à feuilles émergées ou flottantes germent au fond de l'eau, tout comme les bourgeons hivernants ou comme les rhizomes au printemps.

⁂

Radicule. — Il y aurait à étudier, sur les plantules, la succession des racines, des entrenœuds de la tige et des feuilles. Pour ce qui est des racines, elles paraissent offrir peu d'intérêt. On sait que souvent la radicule est transitoire et est bientôt remplacée par des racines nées aux nœuds de la tige ; et que diverses Nymphéacées (*Euryale*, *Victoria*, *Nelumbium*) manquent totalement de radicule.

⁂

Tigelle. — Dans la grande majorité des cas, la tige a une structure normale et le premier entrenœud possède déjà la structure définitive. Il ne manque pourtant pas d'espèces dont la tige est anormale, soit parce qu'elle contient des faisceaux surnuméraires, comme certains *Begonia*, *Gunnera*, *Piper*, *Artanthe*, diverses Nymphéacées, etc., soit parce que les faisceaux, au lieu d'être disposés en un seul cercle, forment deux cercles concentriques (Cucurbitacées), soit, enfin, par réduction du nombre des faisceaux, comme chez beaucoup de plantes aquatiques à tige flottante.

Trécul a étudié les plantules de quelques Nymphéacées. Chez le *Nuphar luteum* (**19**) et le *Victoria regia* (**20**), le premier entrenœud (entre les cotylédons et la feuille aciculaire) ne contient qu'un seul faisceau à structure rayonnante. Divers *Nymphaea* (*N. alba*, *dentata*, *scutifolia* et *stellata*) présentent la même disposition. Chez le *Nelumbium codophyllum* (**20**), les choses sont tout autres : le premier entrenœud contient un cercle central de faisceaux, auquel s'ajoutent, dans le cours du développement, des cercles périphériques. La tige adulte a une structure analogue.

L'étude du développement montre que la tige des Cucurbitacées renferme en réalité non pas deux cercles, mais un seul cercle de faisceaux qui sont alternativement déplacés vers le centre et vers la périphérie. Le premier entrenœud de *Sicyos angulatus* est souvent très court, mais dans les cas où il est possible d'y faire des coupes transversales, on constate que les dix faisceaux sont rangés en un seul cercle. Dans le deuxième entrenœud (IV, 64), le cercle n'est plus tout à fait régulier. A mesure que la plante avance en âge, ses entrenœuds présentent une disposition des faisceaux qui se rapproche de plus en plus de celle de la tige adulte (IV, 65 à 67); en même temps, les appareils mécaniques accessoires, collenchyme, tissu fibreux, se développent davantage.

Dans la tige d'*Ecballium agreste*, l'une des rares Cucurbitacées non grimpantes, les faisceaux sont rangés en un cercle unique; la même disposition existe dès les premiers entrenœuds.

Chez l'*Hippuris* et le *Ranunculus aquatilis*, qui ont un système vasculaire très réduit, les premiers entrenœuds offrent déjà la même disposition que ceux de la plante adulte.

⁂

Cotylédons. — Les cotylédons doivent être considérés phylogéniquement comme des feuilles qui ont été chargées de fonctions spéciales, souvent différentes de celles des feuilles assimilatrices ordinaires, et qui, se formant dans la graine, ont dû par cela même subir certaines modifications. La place restreinte que ces organes occupent dans la graine, fait qu'ils ne présentent pas d'ordinaire de lobes ou de dents et que leur surface est lisse et peu étendue. Le plus souvent, les cotylédons sont au même titre que les feuilles des organes d'assimilation ; mais ils remplissent en outre le rôle de réservoirs. Lorsque la dernière fonction devient prépondérante, il n'est pas rare que les cotylédons cessent complètement d'assimiler. On conçoit facilement comment des cotylédons foliacés, les végétaux passent aux cotylédons réservoirs. Les cotylédons les plus voisins du type primitif sont probablement ceux qui s'accroissent beaucoup lors de la germination, verdissent et deviennent semblables aux feuilles primaires. Dans d'autres espèces, l'accroissement des cotylédons est plus limité; ils gardent sensiblement la forme qu'ils avaient dans la graine, et quoiqu'ils verdissent, leur fonction principale consiste à accumuler des réserves. Au stade plus avancé de spécialisation, ils ne s'accroissent plus guère et verdissent à peine; mais l'allongement de l'hypocotyle les amène encore au-dessus du sol. Un pas de plus et l'hypocotyle reste court, maintenant ainsi les cotylédons sous terre; très rarement, les cotylédons quittent néanmoins la graine: dans la majorité des cas, les cotylédons hypogés restent enfermés dans l'enveloppe de la graine. Enfin, le terme extrême de la spécialisation est représenté par l'absence complète de cotylédons. Voyons quelques exemples de ces divers cas.

1. *Les cotylédons s'accroissent beaucoup lors de la germination et verdissent.*

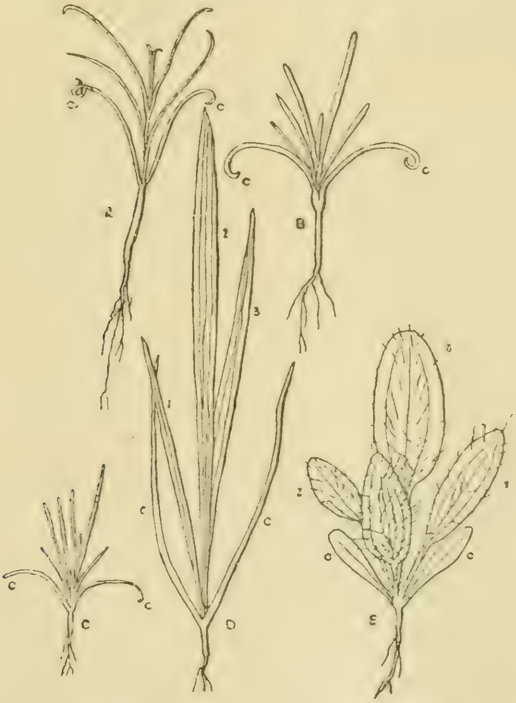


Fig. 2. — A. *Plantago Psyllium.* — B. *P. maritima.* — C. *P. Coronopus.* — D. *P. lanceolata.* — E. *P. media.* — C = cotylédons; 1, 2, 3... = feuilles successives de la plantule (1/1).

C'est le cas de beaucoup d'espèces à petites graines dont les plantules ont les cotylédons relativement grands. Très souvent, les cotylédons prennent alors la forme et la structure des feuilles primaires. Sir John Lubbock (**16**), dans son étude si complète sur les plantules, figure beaucoup d'espèces qui présentent cette disposition : *Rivina*, *Embelia*, *Clerodendron*, etc. Il est à remarquer que les cotylédons ressemblent, non aux feuilles de la plante adulte, mais aux feuilles primaires. Chez les *Plantago* (fig. 2), cette distinction est très manifeste. Les *P. Coronopus* et *lanceolata*, qui ont des feuilles primaires linéaires, ont des cotylédons de même forme. Les *P. media* et *major*, qui ont des feuilles primaires élargies, ont aussi les cotylédons relativement larges. Il en est de même chez l'*Hippuris* (fig. 3), chez le *Sagittaria* (fig. 1) et jusqu'à un certain point chez l'*Erodium* (fig. 4).

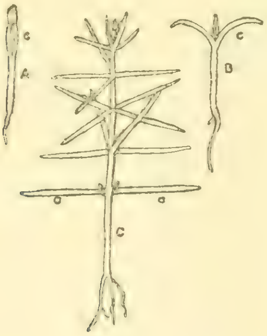


Fig. 3. — *Hippuris vulgaris*. — A. Plantule très jeune, dont les cotylédons ne sont pas encore dégagés de l'enveloppe de la graine. — B. et C. Stades plus avancés. — c = cotylédons ($^{2}/_{1}$).

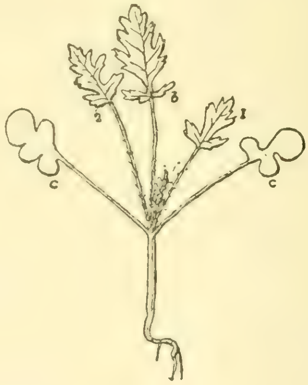


Fig. 4. — *Erodium cicutarium*. c=cotylédons; 1, 2, 3=feuilles successives ($^{1}/_{1}$).

L'inégalité des cotylédons et leur disposition à des niveaux différents chez les espèces à feuilles alternes, est moins rare qu'on ne le suppose généralement. Sir John Lubbock en cite plusieurs exemples. Chez l'*Hibiscus vesicarius* (fig. 5), l'alternance des cotylédons est la règle; le supérieur est plus grand et sa forme se rapproche davantage de celle des premières feuilles.

Les plantes à feuilles charnues ont pour la plupart des cotylédons épais et gorgés d'eau. Ceci est vrai, non seulement pour les plantes charnues des lieux secs, telles que *Mesembrianthemum* (fig. 6), *Sempervivum*, etc., mais encore pour celles qui habitent le littoral : *Salicornia* (fig. 7), *Suaeda*, *Salsola*, *Cakile*, *Lotus corniculatus crassifolius*, *Honckeneya peploides*, *Convolvulus Soldanella* (fig. 8), etc. Il en est de même pour celles des Monocotylédones qui ont un bulbe formé par le renflement de la base des feuilles. La graine d'*Amaryllis longifolia* (fig. 9), par exemple, est très grosse et gorgée d'eau; elle germe au bout d'un ou deux jours et le cotylédon pénètre en terre; tout le liquide contenu dans l'albumen s'accumule dans la base du cotylédon où il est mieux abrité contre l'évaporation.

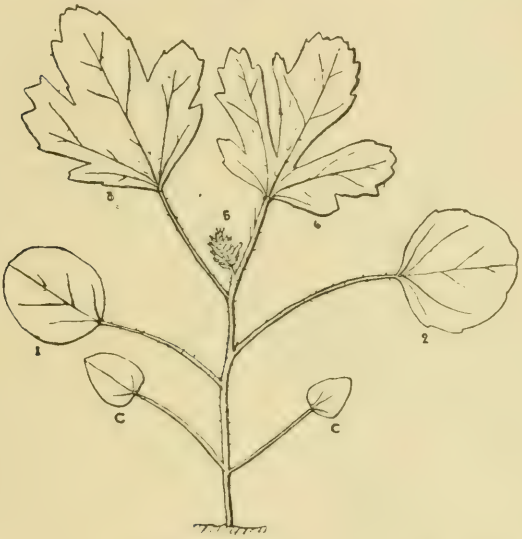


FIG. 5. — *Hibiscus vesicarius*. — *c* = cotylédons (inégaux); 1, 2, 3... = feuilles successives $(^1/_1)$.

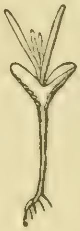


FIG. 6. — *Mesembrianthemum tricolor* $(^1/_1)$.

Les Conifères et les Gnétacées ont, pour la plupart, des cotylédons qui s'allongent beaucoup lors de la germination. Les cotylédons sont en nombre considérable, mais peu constant, chez les *Pinus* et les *Cedrus;* leur nombre se réduit et devient constant pour chaque espèce dans d'autres tribus. Le *Cryptomeria japonica* (fig. 10) a trois cotylédons ; les *Taxus*, les *Callitris*, les *Thuya*, les *Cupressus* ont deux cotylédons. Il y a aussi deux cotylédons chez les *Ephedra* (fig. 11).

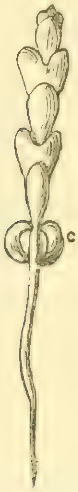


Fig. 7. — *Salicornia herbacea* (¹/₁).

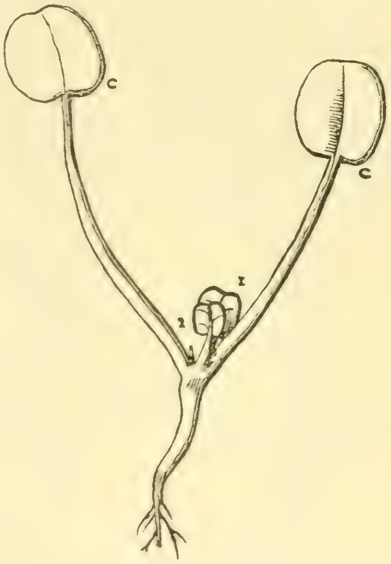


Fig. 8. — *Convolvulus Soldanella* (¹/₁).

Beaucoup d'Onagracées (*Oenothera*, *Clarkia*) présentent un phénomène tout particulier, sur lequel Sir John Lubbock (**16**) a attiré l'attention.

Pendant la germination, la partie proximale (voisine de la base) du limbe cotylédonaire s'accroît presque seule, de sorte que le cotylédon complètement développé se compose d'une portion distale (voisine du sommet) qui a gardé l'aspect qu'elle avait dans la graine, et d'une portion proximale, nouvelle, qui a la même structure et la même forme que les feuilles primaires.

2. *Les cotylédons conservent sensiblement la forme qu'ils avaient dans la graine; leur croissance est moins notable que dans le cas précédent; ils sont plus épais et ont plus d'importance comme réservoirs que comme organes d'assimilation.*

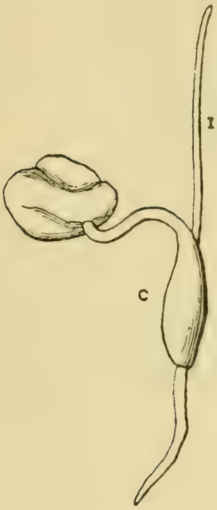


Fig. 9. — *Amaryllis longifolia* (¹/₁).

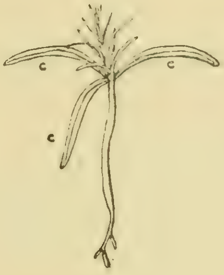


Fig. 10. — *Cryptomeria japonica* (¹/₁).

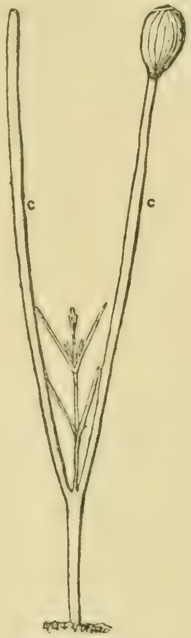


Fig. 11. — *Ephedra altissima.* L'enveloppe de la graine est restée attachée sur l'un des cotylédons (¹/₁).

Beaucoup de plantes à graines volumineuses sont dans ce cas : Papilionacées (*Astragalus*, fig. 27), *Fagus* (fig. 12), *Casuarina* (fig. 13), etc. Irmisch (**12**) a observé que les cotylédons épais et ordinairement épigés de *Clematis recta* et de *C. corymbosa* restent parfois sous terre.

3. *Les cotylédons ne s'accroissent guère; ils sont épigés mais deviennent à peine verts; ils se flétrissent bientôt et tombent.*

C'est ce qui se présente pour *Dolichos Myodes* (fig. 14), *Phaseolus vulgaris* et diverses autres Papilionacées. Sir John Lubbock (**16**) cite encore *Trichosanthes palmata*, *Polygala rarifolia*, etc.

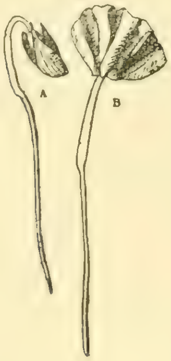


FIG. 12. — *Fagus silvatica.* — A. Le sommet de l'embryon ne s'est pas encore dégagé de l'enveloppe de la graine. — B. Plantule plus avancée, au moment du déplissement des cotylédons (${}^{1}/_{2}$).

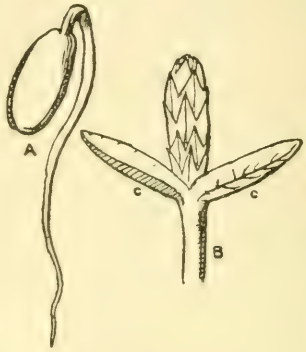


FIG. 13.— *Casuarina stricta.* — A. Début de la germination. — B. Partie supérieure d'une plantule plus avancée (${}^{4}/_{1}$).

Chez les *Ardisia crenulata* et *A. japonica* (**16**) et chez l'*Anona muricata* (fig. 14^{bis}) les cotylédons, tout en étant épigés, ne quittent pas la graine. D'autres *Anona* (**16**) ont des graines qui restent en terre, mais l'hypocotyle s'allonge considérablement; l'*Anona muricata* n'en diffère donc que très peu.

4. *Les cotylédons sont hypogés, mais ils sortent de la graine.*

Ce cas est réalisé, d'après Sir John Lubbock (**16**), chez le *Trichosanthes cucumeria*, chez l'*Edwarsia chilensis*, accidentellement aussi chez le *Thropaeolum majus* (fig. 49).

5. *Les cotylédons hypogés restent sous terre et souvent ils ont perdu complètement la faculté de verdir.*

C'est ce qu'on trouve chez les *Citrus* (fig. 34), chez beaucoup de Nymphéacées (*Nymphaea*, fig. 44 et 46, *Nelumbium*, fig. 45), chez les Viciées (*Lathyrus*, fig. 37 et 39, *Vicia*, fig. 36) et beaucoup d'autres Papilionacées, chez le *Smilax asparagoides* (fig. 33), chez les *Cycas*, les *Araucaria*, le *Gingko*, etc.

La transformation de cotylédons épigés en cotylédons hypogés n'est possible que pour des graines riches en matières de réserve. On comprend que dans ces conditions il importe assez peu à la plante d'amener au jour des organes à peu près incapables d'assimiler. Lorsque les graines sont exposées à être ensevelies avant la germination sous une couche épaisse de vase, de terre ou de feuilles mortes, il sera avantageux pour l'espèce de laisser les cotylédons dans la graine et de n'amener à la lumière que la jeune tige.

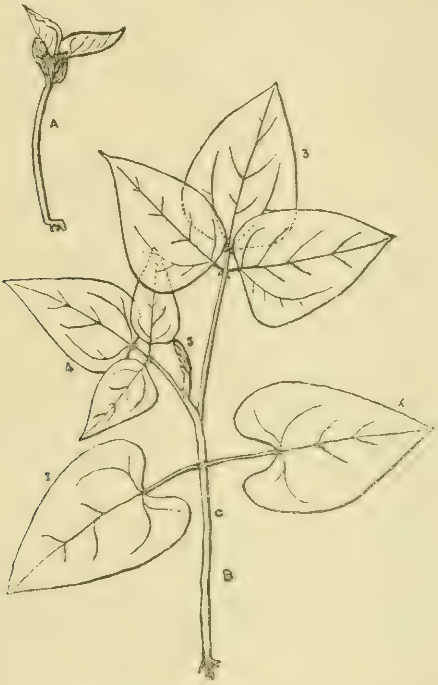


Fig. 14. — *Dolichos Myodes.* — A. Plantule jeune avec les cotylédons déjà ratatinés. — B. Plantule plus avancée; les deux premières feuilles sont opposées : leur foliole unique est dépourvue de stipelles. — *c* = le point d'attache des cotylédons ($^1/_1$).

Il est à remarquer que plusieurs plantes à cotylédons hypogés sont voisines d'espèces à cotylédons très spécialisés : les *Pterocarya* ont des cotylédons profondément découpés ; ceux du *Juglans regia* ont conservé les découpures, mais ils ne quittent pas la graine lors de la germination, ce qui pourrait bien tenir à ce que la plantule avait trop de peine à extraire de la graine ses gros cotylédons segmentés.

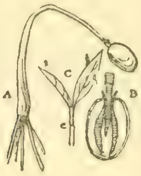


Fig. 14*bis*. — *Anona muricata* (d'après des plantules issues de graines que M. Laurent a rapportées du Congo). — A. Plantule jeune encore coiffée de l'enveloppe de la graine (1/4). — B. Extrémité de cette plantule en coupe pour montrer les cotylédons et le bourgeon terminal de la plantule (1/2). — C. Extrémité de la plantule après la chute des cotylédons (1/4).

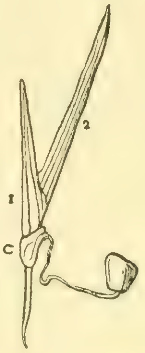


Fig. 15. — *Iris setosa*. — Le cotylédon est engagé dans la graine par son extrémité distale (1/1).

Beaucoup de Monocotylédones ont un cotylédon à fonctions tres complexes. La pointe reste engagée dans l'endosperme, où elle fonctionne comme suçoir. Le cotylédon s'allonge notablement, mais sans verdir. C'est ce qui est réalisé chez l'*Iris setosa* (fig. 15), chez l'*Amaryllis longifolia* (1) (fig. 9), etc. Le cotylédon des Graminées verdit en partie.

6. *Les cotylédons manquent complètement; l'hypocotyle est charnu, et c'est en lui que s'accumulent les matières destinées à nourrir l'embryon pendant la germination.* Nous ne connaissons dans cette

---

(1) Si nous avons décrit et figuré plus haut l'*Amaryllis longifolia*, c'est uniquement pour mettre ensemble toutes les plantes charnues.

catégorie que le *Bertholletia excelsa* et un *Lecythis* figurés par Sir John Lubbock (**16**).

Chez ces plantes, l'absence de cotylédons tient probablement à ce qu'elles dérivent d'espèces à germination hypogée. Les cotylédons n'ayant plus aucune fonction foliaire, c'est l'hypocotyle qui s'est chargé du rôle de réservoir.

Les *Cuscuta* sont également privés de cotylédons ; la plantule est réduite à une tigelle avec une radicule très peu développée. Mais de même que chez les *Orobanche,* étudiés par Caspary (**3**), l'absence de cotylédons doit être mise sur le compte du parasitisme.

En résumé, on voit que les cotylédons sont assez variables suivant les espèces : un même genre renferme des cotylédons étroits et des cotylédons élargis (*Plantago*, fig. 2). Sans parler des *Phaseolus* où la différence est peu marquée ([1]), il n'est pas très rare que dans un même genre il y ait des espèces à cotylédons nettement épigés et d'autres à cotylédons hypogés.

Le *Rhamnus Frangula* a des cotylédons épigés; le *R. cathartica* les a hypogés. D'après Winkler (**23**), le *Mercurialis perennis* a des cotylédons hypogés, tandis que ceux de *M. annua* sont épigés. Mais l'exemple le plus curieux est fourni par le genre *Anemone*, réétudié en ces derniers temps par de Janczewski (**14**) et par Hildebrand (**11**). A côté de certaines espèces qui ont des cotylédons épigés, longuement ou brièvement pétiolés, il en est d'autres dont les graines mûres n'ont pas encore la moindre trace de cotylédons : ceux-ci se forment lors de la germination et tantôt ils restent petits et hypogés, tantôt ils acquièrent un long pétiole et deviennent épigés.

Dans un autre genre de Renonculacées, *Delphinium*, les cotylé-

---

([1]) Tous les *Phaseolus* ont les cotylédons non assimilateurs; mais tandis que chez le *P. vulgaris,* l'hypocotyle s'allonge de façon à élever les cotylédons au-dessus du sol, chez le *P. multiflorus* l'hypocotyle reste court, les cotylédons demeurent en terre et ne se dégagent pas de la graine.

dons sont aussi très variables. La plupart des espèces, *D. Staphysagria,* par exemple (fig. 17), ont des cotylédons développés à la façon ordinaire. Le *D. nudicaule* (fig. 18) a des cotylédons connés par tout le pétiole et par la base du limbe. De plus, il n'est pas rare que l'un des cotylédons soit plus petit que l'autre. L'un des deux peut même manquer complètement, et l'on observe alors que les bords du seul cotylédon restant se soudent pour donner à l'ensemble la forme d'un cornet [1].

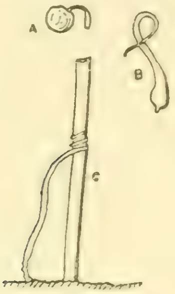


Fig. 16. — *Cuscuta Epilinum.* — A. Début de la germination ; l'embryon n'a pas encore entièrement quitté la graine. — B. Plantule exécutant déjà des circumnutations ; elle possède inférieurement une radicule rudimentaire. — C. Plantule plus âgée, attachée à une tige de *Linum.* La radicule et la partie inférieure du *Cuscuta* sont flétries (1/1).

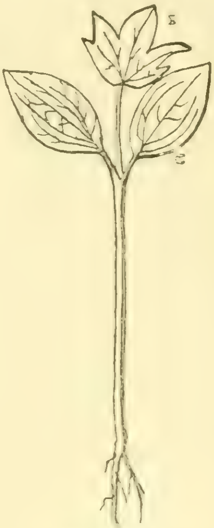


Fig. 17. — *Delphinium Staphysagria* (1/1).

Quelle est la valeur phylogénique des cotylédons? La forme de ces organes est trop variable pour qu'il soit possible de lui accorder la moindre valeur pour établir les parentés. Il serait également erroné de supposer que les cotylédons reproduisent un type ancestral de feuilles. Tout au plus doit-on admettre que si beaucoup de plantes ont encore des cotylédons hypogés sans aucune fonction foliaire, c'est un legs d'ancêtres qui avaient ces organes mieux développés et capables d'assimiler. De même encore, les incisions des cotylédons de *Juglans* paraissent être un reste d'un stade *Pterocarya.*

---

[1] H. de Vries (**22**) a figuré dernièrement des plantules de *Helianthus* à cotylédons connés ; grâce à sa sélection, l'anomalie était devenue héréditaire. Nous nous occupons de fixer la polycotylédonie chez le *Cobaea scandens,* ainsi que les anomalies que présente le *Delphinium nudicaule.*

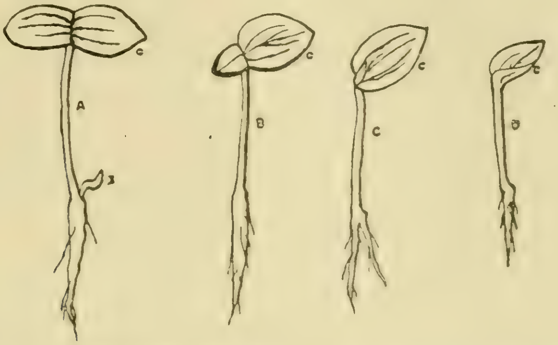


Fig. 18. — *Delphinium nudicaule.* — A. Plantule normale avec les cotylédons connés; la première feuille a déchiré la base du tube formé par les pétioles des cotylédons. — B et C. L'un des cotylédons est beaucoup plus petit que l'autre. — D. Plantule avec un seul cotylédon dont les bords sont connés ($^1/_1$).

⁂

Feuilles primaires. — Il est très rare que la plante présente pendant tout le cours de son développement des feuilles semblables, même en ne tenant pas compte des feuilles qui composent la fleur. Beaucoup de plantes dont les feuilles radicales sont longuement pétiolées, ont des feuilles caulinaires sessiles, pourvues d'oreillettes embrassantes : *Lepidium perfoliatum*, *Doronicum Pardalianches*, *Alchemilla vulgaris*, etc. ; le plus souvent même, les fleurs naissent à l'aisselle de bractées, qui sont des feuilles très réduites.

On peut ordinairement distinguer sur un rameau de plante vivace ou de plante ligneuse les formes suivantes de feuilles : 1° de petites feuilles qui garantissent le bourgeon pendant l'hiver (feuilles basilaires = Niederblätter) ; 2° des feuilles assimilatrices bien développées (feuilles moyennes = Laubblätter); 3° vers le haut du rameau, il y a de nouveau des feuilles réduites, qui protègent ici les fleurs (feuilles apicales = Hochblätter). Les feuilles moyennes sont celles qui se rapprochent le plus de la forme ancestrale; chez le *Sagittaria* (fig. 1), par exemple, ce sont les feuilles sagittées émergées; chez les *Rosa*, on appellera feuilles moyennes, celles qui portent des folioles bien développées, à l'exclusion des petites écailles qui garnissent la base du rameau et des feuilles uniquement stipulaires à l'aisselle desquelles naissent les fleurs : l'ancêtre des *Rosa* avait probablement des feuilles analogues à celles que nous appelons feuilles moyennes, et non à celles qui sont réduites. La plantule de *Lathyrus Aphaca* (fig. 37) porte d'abord des feuilles très réduites, puis une ou deux feuilles composées de deux stipules et d'une paire de folioles latérales, qui sont les feuilles moyennes, puis une ou deux feuilles composées uniquement d'une paire de stipules, enfin des feuilles semblables aux précédentes, mais pourvues en outre d'une vrille; les fleurs naissent à l'aisselle de ces dernières : chaque plante porte donc un nombre très restreint de feuilles moyennes. Chez le *Ranunculus aquatilis* à feuilles submergées lacinées et à feuilles flottantes lobées, ce sont les dernières qui sont les feuilles moyennes, quoique contrairement aux *Rosa* et au *Lathyrus Aphaca*, ce soient elles qui sont voisines des fleurs (1). Il en est de même pour le *Hedera Helix* : les feuilles les moins différentes des feuilles ancestrales se trouvent sur les rameaux florifères, dépourvus de crampons.

---

(1) Tous les individus de *R. aquatilis* n'ont pas les feuilles moyennes flottantes au moment de la floraison; certaines formes, particulièrement celles qui vivent en eau profonde, ne produisent que des feuilles immergées à l'aisselle desquelles se trouvent les fleurs. Il y a *pédogenèse*, au sens que les zoologistes attachent à ce mot : la reproduction se fait pendant une phase infantile. La pédogenèse est fixée définitivement chez d'autres espèces de *Ranunculus* : *R. fluitans*, *R. divaricatus*, etc., qui ne donnent plus de feuilles flottantes. Il est probable que les *Ranunculus* de la section *Batrachium* dérivent, par des types tels que *R. hederaceus*, d'espèces aquatiques ou marécageuses comme *R. sceleratus* dont les premières feuilles sont flottantes et qui donnent plus tard des feuilles émergées. Par pédogenèse, les feuilles émergées du *R. sceleratus* disparaissent et la plante fleurit lorsqu'elle a des feuilles uniquement flottantes (*R. hederaceus*). Plus tard, un stade nouveau est intercalé dans l'ontogénie : l'espèce acquiert des feuilles submergées laciniées (*R. aquatilis*). Enfin, seconde pédogenèse superposée à la

Il serait oiseux de discuter s'il y a récapitulation dans les nombreuses espèces où les fleurs naissent à l'aisselle de bractées très réduites ou dont l'inflorescence porte des bractées souvent excessi-

---

première, les feuilles flottantes disparaissent à leur tour et l'on obtient une forme telle que le *R. fluitans*.

On pourrait citer d'autres exemples encore : celui des *Cabomba* est tout à fait parallèle à celui des *Ranunculus*. Le *C. aquatica* a des feuilles submergées laciniées et des feuilles flottantes peltées, portant les fleurs à leur aisselle; il arrive parfois que certaines feuilles laciniées aient aussi une fleur. Le *C. Warmingi* n'a plus que des feuilles submergées.

Les plantes telles que les *Vallisneria* sont probablement dérivées par pédogenèse de formes présentant la même succession de feuilles que les *Sagittaria*, les *Alisma*, etc. On sait du reste (voir Goebel, **8**) que quand ces dernières plantes sont placées en eau profonde ou dans un ruisseau à courant rapide, elles fleurissent sans donner de feuilles émergées.

Des phénomènes analogues s'observent ailleurs que chez les plantes aquatiques : l'*Ilex Aquifolium*, qui d'ordinaire fleurit sur des rameaux à feuilles non piquantes sur les bords, donne souvent des fleurs sur les rameaux à feuilles piquantes. D'après Marchal, qui s'occupe spécialement d'Hédéracées, il n'y aurait pas pédogenèse, même accidentelle, chez les *Hedera;* ceux-ci ne fleurissent jamais sur les rameaux dorsiventraux pourvus de crampons. Schenck (**17**) ne cite du reste aucune plante grimpante à crampons typique qui présente de la pédogenèse.

Ces divers cas, et bien d'autres que nous pourrions citer, sont dus à la fixation héréditaire de la faculté reproductrice pendant une phase infantile; mais celle-ci n'a pas de valeur phylogénique : elle représente non un stade ancestral, mais un stade intercalé par adaptation. Il en est autrement pour les *Retinispora*. Divers auteurs, et en particulier Beissner (**1**), ont montré que ces Conifères sont le produit de la fixation de la phase infantile de divers *Thuya*, *Chamaecyparis*, etc.; on peut par le bouturage de la forme jeune, obtenir des individus qui ne dépassent pas ce stade. Goebel (**6**) cite, d'après divers auteurs, des exemples de *Retinispora* qui ont fructifié. Nous avons affaire ici à un cas de pédogenèse différent peut-être des précédents en ce que la phase infantile représente un état ancestral.

En présence des nombreux cas de pédogenèse, il est souvent très difficile de vement petites. Il est bien évident que, dans ces cas, la plante donne d'abord des feuilles assimilatrices et que celles-ci rappellent un stade ancestral (fig. 19).

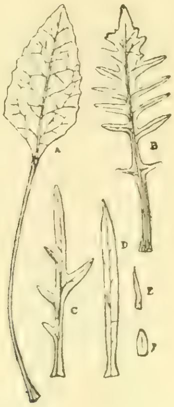


Fig. 19. — *Serratula centauroides.* — A. Feuille moyenne longuement pétiolée. — B, C, D, E. Feuilles apicales de plus en plus réduites. — F. Bractée de l'involucre ($^{1}/_{5}$).

Nous nous occuperons exclusivement dans ce travail des feuilles que porte la plante dans sa jeunesse. Lorsqu'on compare ces feuilles primaires à celles de la plante adulte, on constate que tantôt elles sont semblables à celles-ci ou n'en diffèrent que par la taille et le nombre des parties qui les composent, tantôt elles ont à remplir des fonctions différentes de celles qu'assument les feuilles de la plante adulte, tantôt enfin elles rappellent un état ancestral.

---

fixer la valeur de certaines phases. Ainsi nous verrons que la plantule des *Lathyrus* porte des feuilles dont le segment terminal très réduit est remplacé par une petite pointe. Or, en dehors des feuilles basilaires très réduites, les *Orobus* ne donnent que des feuilles analogues à ces feuilles primaires des *Lathyrus*. Les *Orobus* dérivent-ils par pédogenèse des *Lathyrus?* ou bien les *Lathyrus* proviennent-ils d'*Orobus* qu'ils rappellent encore de façon transitoire? Le problème est aussi peu soluble pour certains Conifères ressemblant à des *Retinispora* et qui fleurissent normalement.

A. — Feuilles primaires semblables aux feuilles suivantes.

C'est le cas de beaucoup le plus fréquent. Nous nous bornerons à citer quelques exemples caractéristiques. Les feuilles primaires d'*Iris* (fig. 15) sont bilatérales et distiques. Les feuilles primaires des *Scorpiurus*, de l'*Honckeneya peploides*, etc., ont les deux faces égales, absolument comme les feuilles suivantes. Les feuilles primaires des *Cirsium*, des *Carduus* (fig. 20) sont piquantes sur les bords; celles de *Silybum Marianum* sont déjà veinées. Les plantules de *Casuarina* (fig. 13), d'*Ephedra* (fig. 11) et de beaucoup d'autres plantes à feuilles peu développées, ont les mêmes feuilles qu'à l'état adulte. Le *Potamogeton densus* est l'une des rares Monocotylédones dont les feuilles soient (en apparence) opposées. Cette disposition est réalisée dès les premières feuilles.

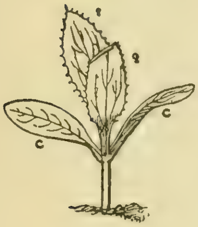


Fig. 20. — *Carduus nutans* (1/1).

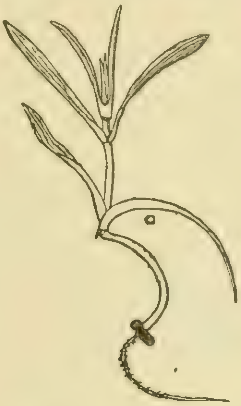


Fig. 21. — *Potamogeton densus.* — La première feuille se trouve à peu près au niveau du cotylédon; les feuilles suivantes paraissent opposées (1/1).

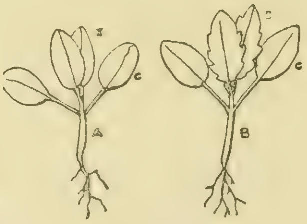


Fig. 22. — A. *Veronica longifolia.* — B. *V. longifolia incisa* (1/1).

Parmi les plantes qui offrent le plus d'intérêt au point de vue de la récapitulation, il faut citer les variétés nées dans les cultures : toutes celles que nous avons pu étudier sont dépourvues de tout stade récapitulatif. Le *Veronica longifolia incisa* a des feuilles primaires déjà découpées (fig. 22). Les légumes à feuilles frisées (*Petroselinum*, *Cichorium*, etc.) ont des feuilles frisées dès l'origine; il en est de même de beaucoup de Fougères (*Pteris*, *Adiantum*, etc.) dont les feuilles sont « crispées ». Les plantes panachées qui se reproduisent par semis (*Zea Mays*, *Apium*, etc.) ont les premières feuilles panachées. Les divers légumes à feuilles rouges ou pourpres (*Beta*, *Brassica*, *Lactuca*, etc.) ont leurs feuilles primaires et souvent les cotylédons colorés. Chez les *Cobaea scandens*, on peut, à la teinte des plantules, distinguer les individus à fleurs pourpres de ceux qui auront les fleurs blanches.

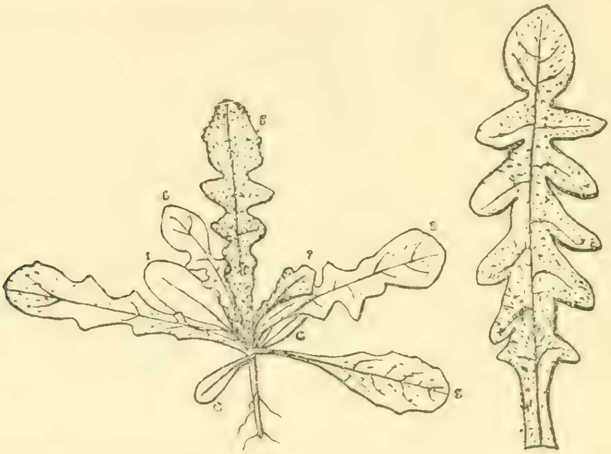


FIG. 23. — *Centaurea melitensis*. — Plantule ($^{1}/_{1}$). — B. Feuille d'une plantule adulte ($^{1}/_{2}$).

La similitude des feuilles primaires et des feuilles suivantes est aussi très nette chez les plantes grasses (**8**, **16**) : aussi bien celles qui accumulent l'eau dans les feuilles et la tige que celles qui ont un bulbe, possèdent déjà ces organes charnus dès la première feuille et souvent dès les cotylédons (fig. 6, 7, 8, 9). Ces plantes habitent des pays très secs, où les espèces qui sont pourvues d'un réservoir d'eau peuvent presque seules se maintenir. Si les plantules passaient par un stade ancestral et étaient privées de réservoir, elles succomberaient inévitablement; la sélection naturelle doit donc intervenir ici très efficacement pour empêcher la récapitulation.

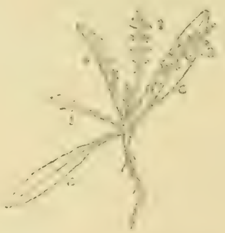


FIG. 24. — *Lepidium perfoliatum* (1/1).

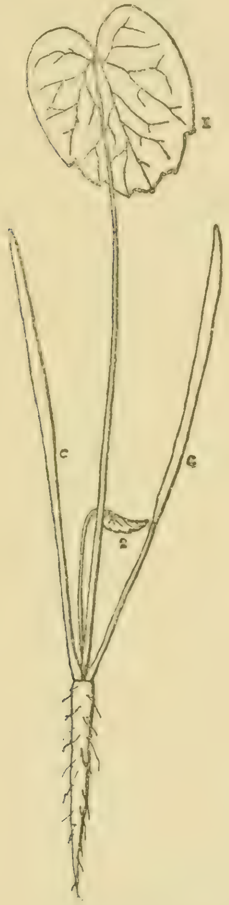


FIG. 25. — *Laserpitium glabrum* (1/1).

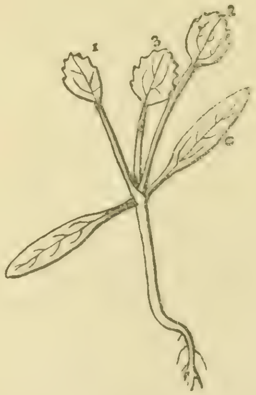


FIG. 26. — *Eryngium maritimum* (1/2).

La similitude des feuilles primaires et des feuilles suivantes est souvent moins nette.

Beaucoup de plantes dont les feuilles sont profondément lobées, ont des feuilles primaires à peine lobées ou bien formées d'un nombre de segments moindre que les feuilles ultérieures : *Hibiscus vesicarius* (fig. 5), *Centaurea melitensis* (fig. 23), *Lepidium perfoliatum* (fig. 24), etc. Lorsque les feuilles moyennes sont composées d'un nombre considérable de segments, il n'est pas rare que les feuilles primaires ne portent qu'un seul de ces segments. C'est ce qui a lieu chez la plupart des Ombellacées : *Laserpitium* (fig. 25), *Eryngium* (fig. 26), etc. Cet unique segment a la même structure que ceux qui forment les feuilles suivantes. La première feuille des *Adiantum* ne comprend également qu'un segment. Ce qui montre bien qu'il ne s'agit pas ici d'un stade récapitulatif, c'est qu'un *Adiantum* adulte mis dans des conditions peu favorables refait des feuilles d'un aspect analogue. Il suffit de couper toutes les feuilles

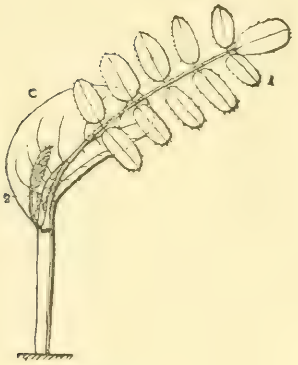


Fig. 27. — *Astragalus baeticus* (¹/₁). (L'un des cotylédons est enlevé.)

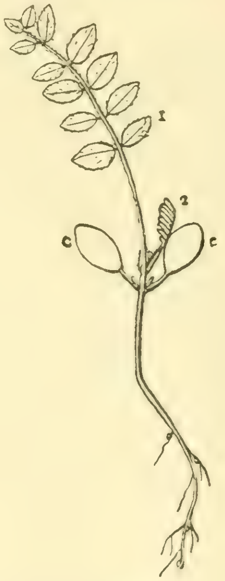


Fig. 28. — *Ornithopus sativus* (²/₁).

d'un individu pour qu'il donne de nouvelles feuilles réduites à un segment. La même expérience est souvent réalisée accidentellement pour les *Asplenium Trichomanes* et *A. Ruta-muraria* qui croissent entre les joints des murailles.

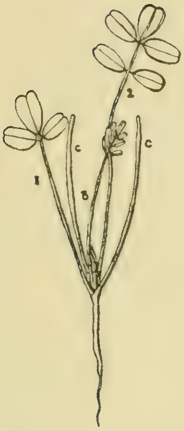


FIG. 29. — *Hippocrepis multisiliquosa* (1/2).

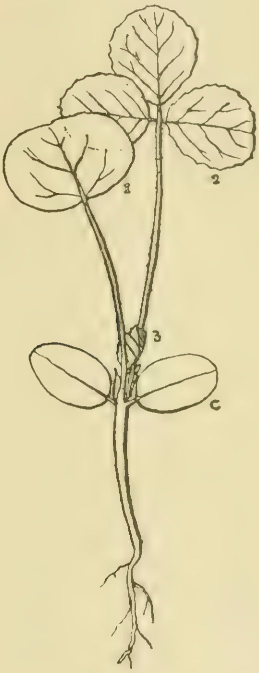


FIG. 30. — *Trigonella caerulea* (1/1).

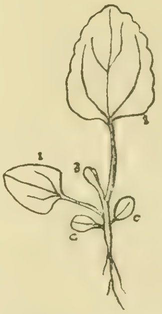


FIG. 31. — *Begonia Evansiana* (4/1).

Chez les Papilionacées, on rencontre tous les intermédiaires entre les formes dont les feuilles primaires sont unifoliolées jusqu'à celles chez qui elles comprennent un grand nombre de folioles. Ce dernier cas est réalisé, par exemple, chez l'*Astragalus baeticus* (fig. 27) et l'*Ornithopus sativus* (fig. 28). La première feuille d'*Hippocrepis* (fig. 29) n'a que trois folioles. La première feuille des Trifoliées est à une seule foliole : *Medicago*, *Melilotus*, *Trifolium*, *Trigonella* (fig. 30), etc. Chez certains *Ononis* (*O. repens maritima*, *O. Natrix*, etc.), ce stade unifoliolé est conservé longtemps. Les Phaséolées (*Dolichos*, fig. 14) ont également les feuilles primaires composées d'une seule foliole : de même que chez les Trifoliées, elle est pourvue d'un bourrelet moteur; mais elle manque de stipelles et diffère par sa forme de celles qui constituent les feuilles suivantes. Les *Citrus* (fig. 34) et les *Thalictrum* ont des plantules qui ne sont pas sans analogie avec celles des Phaséolées : les feuilles primaires des *Citrus* sont privées des ailes latérales du pétiole et celui-ci ne s'articule pas avec le foliole; de même que les feuilles primaires des Phaséolées, celles des *Citrus* sont opposées. Les feuilles primaires des *Thalictrum* manquent de stipelles.

Jusqu'à quel point les feuilles primaires simplifiées dont nous venons de citer quelques exemples, peuvent-elles être considérées comme représentant un stade ancestral? Nous ne saurions le dire, mais nous doutons beaucoup que l'on en puisse déduire un renseignement phylogénique. Les feuilles des plantules étant généralement plus petites que celles de la plante adulte, on doit s'attendre à ce qu'elles se composent d'un nombre moindre de lobes, de segments ou de folioles : en théorie, deux feuilles d'une même plante peuvent être inégalement grandes soit par diminution du nombre des parties semblables, soit par réduction de la taille des diverses parties, leur nombre restant le même; c'est toujours le premier cas qui se réalise. Les observations de Sachs (*Flora*, LXXVII, p. 49, 1893) et de Amelung (*Ibid.*, p. 176) montrent que les mêmes règles s'appliquent aux cellules, éléments constitutifs des organes : la dimension de ceux-ci dépend, non de la dimension des cellules, mais de leur nombre.

On pourrait aussi se demander si les *Begonia* présentent un stade récapitulatif; la première feuille de la plupart des espèces (fig. 31) est symétrique; l'asymétrie apparaît de plus en plus prononcée dans les feuilles successives.

⁂

B. — Feuilles primaires succédant aux cotylédons hypogés.

Nous avons vu plus haut que chez beaucoup d'espèces, les cotylédons servent uniquement de magasins dans lesquels la plante mère accumule des aliments destinés à la plantule. Dans ces conditions, certaines plantes ont des feuilles primaires très réduites, d'autres ont les deux premières feuilles opposées, comme pour remplacer au point de vue de l'assimilation les cotylédons restés dans la graine.

α. Feuilles primaires réduites. — Les graines, et particulièrement celles des espèces à germination hypogée, sont souvent enfouies sous une couche épaisse de terre, de vase, de feuilles mortes, de détritus de toute espèce. Il s'agit donc pour la plantule d'amener au jour son bourgeon terminal. La réduction considérable que subissent les feuilles de beaucoup de plantes à graines très grosses et très denses, doit faciliter beaucoup le passage de l'épicotyle au travers des matériaux qui recouvrent la graine; si les feuilles étaient développées comme elles le sont dans les plantules à cotylédons épigés, elles s'accrocheraient inévitablement en chemin et la plantule risquerait fort de ne point parvenir au-dessus du sol.

Chez les plantes dont il est question ici, la réduction des feuilles primaires est tellement bien fixée par l'hérédité, que ces feuilles ne se développent pas même lorsqu'elles sont placées à la lumière. Nous avons cultivé comparativement à la lumière et à l'obscurité des plantules de divers *Vicia*, *Pisum*, *Lathyrus*, *Cicer*, *Faba*, etc. Dans tous les cas, les feuilles primaires produites à l'obscurité avaient les mêmes dimensions que celles qui avaient poussé à la lumière. Les graines des deux séries d'expériences étaient semées *sur* la terre de façon à mettre les plantules à la lumière depuis les premiers temps de la germination.

Ces feuilles très réduites n'ont évidemment aucune valeur phylogénique. Si la plante les conserve, c'est uniquement comme porteurs et protecteurs de bourgeons axillaires. *La réduction des* *feuilles primaires doit être considérée comme un caractère adaptatif.* En effet, à part quelques exceptions, à part aussi les espèces à feuilles primaires opposées dont nous parlons plus loin, toutes les plantes à germination hypogée ont les premières feuilles très petites, quel que soit le groupe auquel elles appartiennent. Parmi les Dicotylédones, citons les Viciées (sauf *Abrus*) (fig. 32, 36, 37, 39), *Nymphaea* (fig. 44, 46), *Quercus*, *Bertholletia*, *Lecythis* et bien d'autres figurés par Sir John Lubbock (**16**). Chez la plupart des Monocotylédones, la réduction des feuilles primaires n'aurait pas de raison d'être, les feuilles et le cotylédon linéaire traversant facilement le sol; la réduction est pourtant très nette chez le *Smilax asparagoides* (fig. 33). Les Conifères ne renferment, à notre connaissance, que deux genres à cotylédons hypogés: *Gingko* et *Araucaria;* tous deux ont les premières feuilles réduites. Ajoutons que les

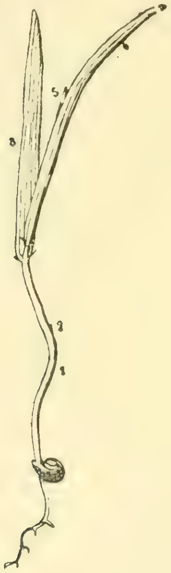


Fig. 32. — *Lathyrus Nissolia* (1/1).

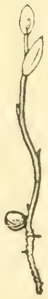


Fig. 33. — *Smilax asparagoides* (1/1).

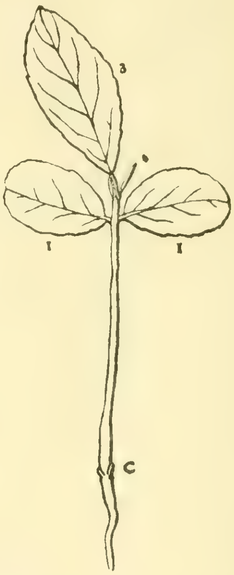


Fig. 34. — *Citrus aurantium.* *c* = point d'attache des cotylédons (1/1).

Chara se conduisent de même : la spore est très volumineuse et renferme une masse considérable de réserves; lors de la germination, le premier nœud ne donne pas de feuilles.

β. *Feuilles primaires opposées.* — Chez d'autres plantes à cotylédons hypogés (*Citrus*, fig. 34, *Tropaeolum*, fig. 49, etc.), ainsi que chez quelques espèces à cotylédons peu assimilateurs (*Dolichos*, fig. 14, *Caesalpinia*, fig. 51, *Fagus*, *Cobaea*, fig. 35), les deux premières feuilles sont opposées. La disposition de ces feuilles au même niveau est beaucoup plus nette chez les premières plantes que chez celles que nous citons en second lieu. Chez ces diverses espèces, *les deux premières feuilles paraissent remplacer, au point de vue fonctionnel, les cotylédons peu aptes à l'assimilation;* il est certain que dans des plantes telles que *Cobaea* (fig. 35) et *Fagus* (fig. 12), les cotylédons, quoique devenant verts, doivent être gênés dans leur fonctionnement par les réserves qui y sont accumulées. Les feuilles primaires opposées sont déjà ébauchées dans la graine mûre, et de même que pour les cotylédons, leur disposition au même niveau semble avoir quelque rapport avec leur formation hâtive.

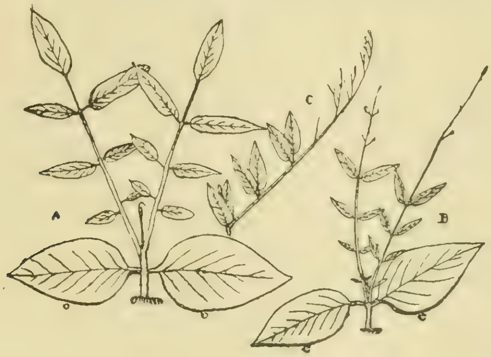


Fig. 35. — *Cobaea scandens.* — A et B. Plantules; les feuilles de la seconde se terminent en vrilles. — C. Jeune feuille d'une plante adulte ($^1/_2$).

*
* *

C. — Feuilles primaires des plantes grimpantes ou volubles.

α. Les *plantes grimpantes* pourvues de *crampons* et à rameaux dorsiventraux présentent cette disposition depuis leur jeunesse. Les tout premiers entrenœuds de *Hedera* (**2**) sont semblables à ceux que produit la plante jusqu'au moment où elle fleurit.

β. Quant aux *plantes volubles*, on sait que les premiers entrenœuds n'exécutent que des nutations insuffisantes pour amener l'enroulement. Il serait du reste absolument inutile que les plantules, parfaitement aptes à se soutenir elles-mêmes, cherchassent déjà un support. Chez les *Cuscuta*, obligés sous peine de mort de trouver immédiatement une plante nourricière, l'enroulement commence beaucoup plus tôt, presque au sortir de la graine (fig. 16).

γ. Les choses sont plus complexes chez les *plantes à vrilles foliaires*. On peut dire d'une façon générale que les feuilles primaires ne fonctionnent pas comme vrilles; cette règle s'applique aux diverses catégories : 1° plantes dont les segments peu différenciés sont sensibles au contact et s'accrochent aux corps voisins, *Corydalis*, *Adlumia*, *Fumaria*, etc.; 2° celles qui grimpent à l'aide de leur pétiole : *Tropaeolum*, *Nepenthes*, etc. ; 3° celles dont les feuilles se terminent par un filament préhensible : *Flagellaria*, *Gloriosa*, etc.; 4° celles qui ont des vrilles bien différenciées : *Cobaea* (fig. 35), *Sicyos* et autres Cucurbitacées, *Vicia* (fig. 36 et 41), *Lathyrus* (fig. 37, 39 et 40) et la plupart des Viciées (1). Toutes ces espèces donnent des feuilles primaires dépourvues de vrilles. Chez le *Cobaea* (fig. 35), les feuilles primaires sont le plus souvent nettement récapitulatives et pourvues d'un segment terminal. Il n'est pourtant pas très rare que les premières feuilles soient terminées en vrilles qui alors portent le plus souvent de petits bouts de limbe; ces vrilles sont moins ramifiées que celles des feuilles adultes.

---

(1) Pour tous les détails relatifs aux plantes grimpantes et aux plantes volubles, consultez Darwin (**4**) et Schenck (**17**).

Les espèces vivaces parmi les Viciées et les Cucurbitacées pro-

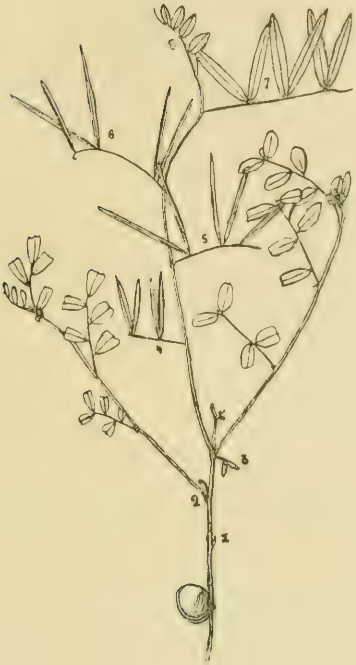


Fig. 36. — *Vicia monanthos* (¹/₁).

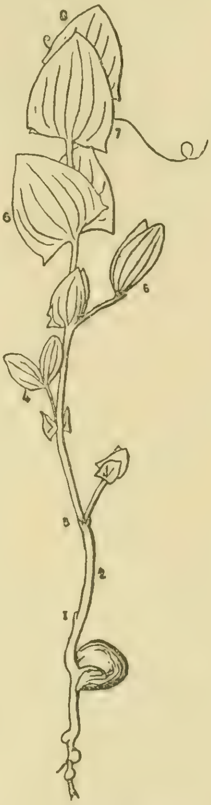


Fig. 37. — *Lathyrus Aphaca.* — Les feuilles 4 et 5 portent chacune une paire de folioles (¹/₁). — (La racine est garnie de nodosités.)

duisent chaque année au printemps des pousses dont les premières feuilles sont dépourvues de vrilles, tout comme les premières feuilles des plantules.

Les Viciées ont des feuilles extrêmement polymorphes. Les espèces grimpantes doivent être considérées comme dérivant de formes dressées, à feuilles imparipennées, telles que *Cicer arietinum.* Chez les formes les plus typiques, *Vicia monanthos,* par exemple (fig. 36), les plantules produisent d'abord de une à trois feuilles très petites, succédant aux cotylédons hypogés, puis des feuilles pourvues de folioles latérales et terminées par une petite pointe, enfin des feuilles qui se terminent en une vrille simple ou ramifiée.

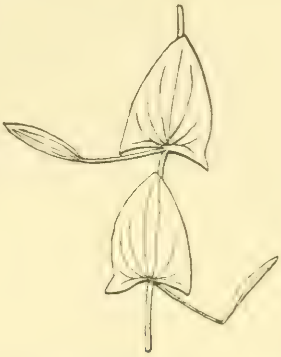


Fig. 38. — *Lathyrus Aphaca unifoliatus* ($^1/_1$). — (D'après un échantillon d'herbier.)

Chez plusieurs *Vicia* (*V. picta, monanthos, varia*, etc.), il y a une hétérophyllie assez inexplicable : les folioles que portent les feuilles de l'axe principal (fig. 36) sont linéaires et se terminent en pointe, tandis que les feuilles des rameaux latéraux ont des folioles plus courtes, souvent échancrées au sommet. Ces différences s'éteignent à mesure qu'on s'élève sur l'axe principal et sur les rameaux : les feuilles de la plante adulte sont toutes lancéolées et mucronées.

Nous avons déjà décrit antérieurement la succession des feuilles chez le *Lathyrus Aphaca* (fig. 37). Faisons remarquer seulement que les feuilles de la plante adulte ont une vrille unique sans aucune trace de folioles latérales ou des vrilles qui les remplaceraient. La disparition des folioles sur les feuilles définitives est tellement complète, que lorsque accidentellement la vrille est de nouveau remplacée par un limbe (dans la forme *unifoliatus*, fig. 38), il se produit une foliole terminale et non des folioles latérales [1]. Il serait intéressant de connaître le développement de cette forme anormale, afin de savoir si elle présente aussi quelques feuilles transitoires à folioles latérales.

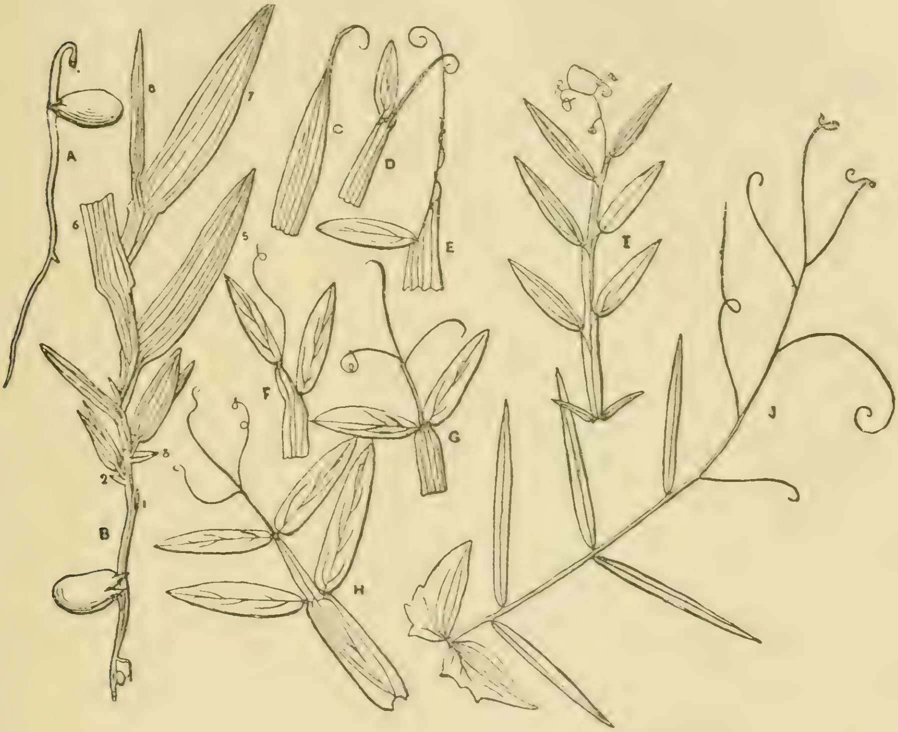


FIG. 39. — *Lathyrus tenuifolius.* — A et B. Plantules à deux états de développement. — C à J. Quelques formes de feuilles successives ($^{1}/_{1}$). — (La racine est garnie de nodosités.)

---

[1] Cet exemple montre combien les indications fournies par la tératologie sont vagues et sujettes à caution. La forme *unifoliatus* ne reproduit pas un stade ancestral, qui était certainement pourvu de folioles latérales; elle nous présente quelque chose de neuf, n'ayant jamais existé dans l'évolution du *Lathyrus Aphaca.* Mais si nous ne connaissions pas l'ontogénie de l'espèce, ce cas tératologique nous induirait nécessairement en erreur.

Très curieuses sont aussi les formes telles que *Lathyrus tenuifolius* (fig. 39) et *L. Ochrus* (fig. 40), chez lesquelles un nouveau stade est intercalé. Les deux espèces ne diffèrent qu'en des points de détail. Après les toutes premières feuilles très réduites et dépourvues de toute trace de stipules, il se forme des feuilles semblables à celles-ci, mais plus grandes. Un peu plus haut apparaissent des feuilles privées encore de stipules, et dont le pétiole élargi porte supérieurement une ou plusieurs vrilles accompagnées ou non d'une foliole.

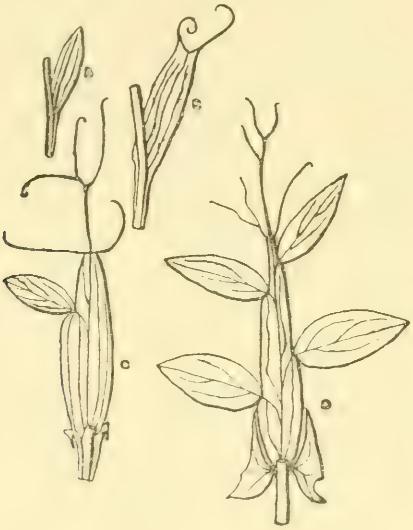


Fig. 40. — *Lathyrus Ochrus.* — Quelques formes de feuilles successives ($^{1}/_{1}$). — (D'après un échantillon d'herbier.)

On passe ainsi graduellement aux feuilles définitives qui, chez le *Lathyrus Ochrus*, ont un pétiole élargi ; tandis que celles du *L. tenuifolius* dépassent ce stade et ont un pétiole non ailé. Le premier serait donc probablement dérivé par pédogenèse d'une forme analogue au *L. tenuifolius*.

D'après Darwin (**4**) et Schenck (**17**), le *Lathyrus Nissolia* (fig. 32) proviendrait d'une espèce grimpante voisine du *L. Ochrus.* Cette plante ne donne jamais de vrilles : après deux feuilles très réduites, il se forme des feuilles semblables à celles qui suivront, linéaires et pourvues de deux petites stipules sétacées; la présence de ces stipules montre, à notre avis, que le *Lathyrus Nissolia* ne dérive pas d'une forme analogue à celles dont nous venons de parler.

Quelques autres Viciées (*Orobus*, *Faba*, etc.) sont dépourvues de vrilles : leurs feuilles se terminent en une petite pointe ou en une minuscule foliole; elles n'ont jamais, même transitoirement, des feuilles avec une vrille ou avec une foliole terminale bien développée. Il ne nous paraît pas possible de décider si elles dérivent par pédogenèse de plantes grimpantes, ou si elles ont, au contraire, donné naissance à ces dernières.

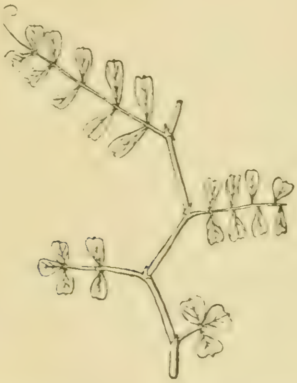


FIG. 41. — *Vicia pyrenaica* ($^1/_1$). — (D'après un échantillon d'herbier.)

Parmi les diverses Viciées grimpantes que nous avons examinées, il n'en est qu'une qui présente des feuilles pourvues d'une foliole terminale : c'est le *Vicia pyrenaica* (fig. 41). D'après Schenck (**17**), cette espèce ne serait pas toujours nettement grimpante et manquerait fréquemment de vrilles. Cet auteur la considère comme dérivant de types grimpants; nous croyons, au contraire, qu'elle représente une forme assez primitive du groupe, voisine des *Vicia argentea*, qui, d'après Schenck, porte des folioles terminales bien développées.

⁂

D. — FEUILLES PRIMAIRES DES PLANTES AQUATIQUES.

Certaines plantes aquatiques ont des graines ou des spores flottantes qui germent à la surface de l'eau : *Azolla*, *Salvinia*, *Lemna*, *Pistia*, *Trionaea*, etc. La plantule développe d'abord un organe spécial destiné à assurer le flottement de l'organisme. Goebel (**8**) a étudié en détail et figuré un grand nombre de ces plantules : nous n'avons pas à y revenir ici.

La plupart des espèces aquatiques ont des graines qui flottent pendant quelque temps et qui souvent sont munies à cet effet d'une couche assez épaisse de tissu aérifère (*Nymphaea*, *Aponogeton*), mais qui finissent par aller au fond. Là elles sont souvent recouvertes d'une couche de sédiments vaseux. Lors de la germination, il s'agira d'amener le bourgeon à la lumière. Chez les Monocotylédones, c'est le cotylédon qui entre en jeu. Après avoir exécuté quelques nutations, le cotylédon prend une position verticale et s'accroît directement vers le haut. En même temps que lui, l'hypocotyle s'allonge aussi considérablement. L'accroissement ne s'arrête que lorsque la base du cotylédon est parvenue au-dessus de la vase; à ce moment, le cotylédon se rejette sur le côté de façon à permettre au bourgeon qu'il porte à sa base de se développer librement. Il résulte de ce mode de croissance que la longueur de l'hypocotyle se règle exactement sur l'épaisseur de la couche de vase qui surmonte la graine en germination (¹) (voir fig. 1). Nous avons observé ces faits chez divers *Sagittaria* (fig. 1), *Alisma*, *Damasonium*, *Potamogeton* (fig. 21), *Zannichellia*, *Triglochin* (fig. 42). Les *Chara* germent exactement suivant le même type (voir les figures de de Bary dans *Botanische Zeitung*, 1875, pl. V et VII). Lorsque les spores germent au-dessus de la vase, la plante définitive se forme contre la spore; lorsque la germination se fait sous la vase, il se

---

(¹) C'est du reste par une série de phénomènes sensiblement analogues que les Monocotylédones terrestres amènent au jour leur bourgeon.

produit un allongement considérable — et égal à l'épaisseur de la couche de vase — de la portion du proembryon comprise entre la spore et l'insertion de la plantule définitive.

Parmi les Monocotylédones aquatiques, le *Calla palustris* est l'une des rares plantes qui germent suivant un autre type. Le cotylédon reste court ainsi que l'hypocotyle. Aussi les graines qui sont semées sous la vase refusent-elles de germer.

Il en est encore de même de l'*Aponogeton distachyum :* le cotylédon reste ici enfoui dans la graine.

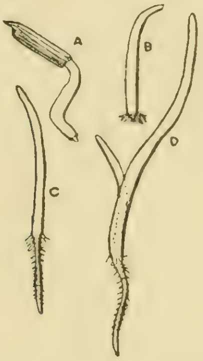


FIG. 42. — *Triglochin maritimus* semé dans l'eau sous une couche très peu épaisse de vase ($^3/_1$).

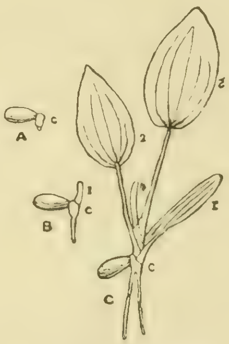


FIG. 43. — *Calla palustris.* — Stades successifs de la germination ($^1/_1$).

Les Dicotylédones aquatiques renferment un certain nombre de formes dont les deux cotylédons restent unis pendant la germination, et coiffés de l'enveloppe de la graine (*Hippuris*, fig. 3). La plantule croît ainsi verticalement par l'allongement de l'hypocotyle jusqu'à ce qu'elle soit arrivée à la lumière ; puis les deux cotylédons s'écartent l'un de l'autre pour livrer passage au bourgeon.

La germination des Nymphéacées à cotylédons hypogés est tout autre. Chez les *Nymphaea* (fig. 44), les *Nuphar*, le *Victoria*, elle se fait suivant le même type fonctionnel que chez les *Sagittaria*, *Potamogeton*, etc. Seulement ce n'est pas ici un cotylédon et l'hypocotyle qui s'allongent, c'est la première feuille et le premier entrenœud. Lors de la germination, les pétioles des cotylédons s'accroissent un peu et poussent au dehors la tigelle et la radicule; celle ci reste d'abord stationnaire et ne forme que quelques poils. En même temps, la tigelle et la première feuille se développent; leur allongement ne cesse que lorsque le sommet de la première feuille arrive à la lumière. Dès ce moment, l'allongement du premier entrenœud devient beaucoup plus lent et le bourgeon terminal commence à son tour à s'accroître. Maintenant seulement se

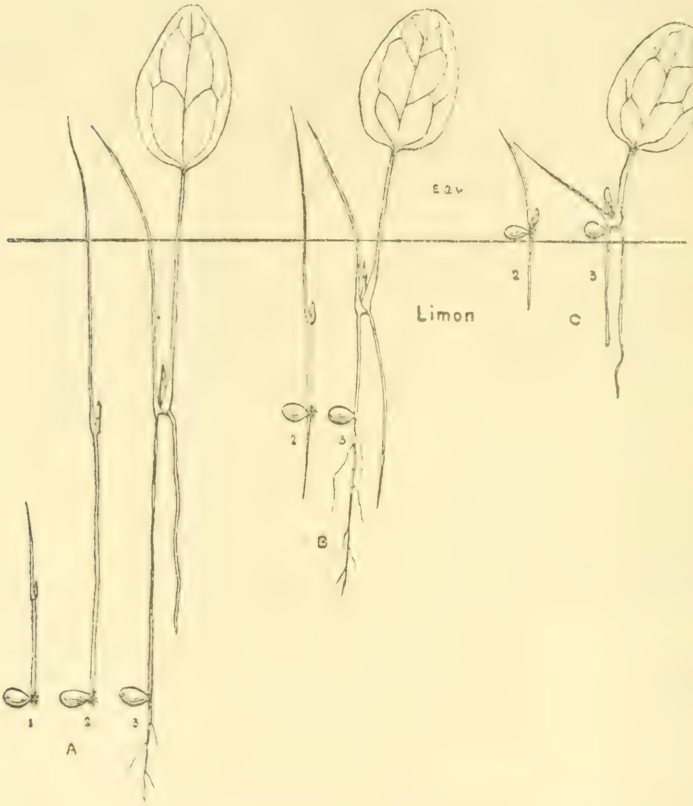


Fig. 44. — *Nymphaea alba* semé sur la vase et à diverses profondeurs sous la vase. — 1, 2, 3, stades successifs d'une même plantule (1/1).

forme la radicule. Le premier entrenœud est peu complexe et ne contient qu'un seul faisceau central à structure rayonnante; son rôle est terminé et cet article disparaît dès que les cotylédons sont vides et que la jeune plante a émis des racines au premier nœud. Goebel (**8**) figure une plantule d'une autre Nymphéacée, le *Cabomba* : après les cotylédons hypogés, il se forme deux feuilles linéaires, puis des feuilles segmentées.

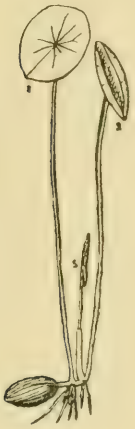


FIG. 45. — *Nelumbium codophyllum* (¹/₄).

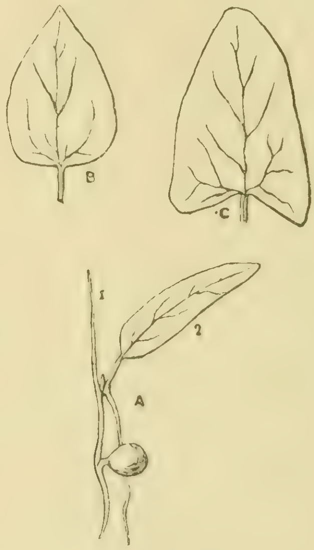


FIG. 46. — *Nymphaea dentata*. — A. Plantule avec deux feuilles. — B et C. Feuilles prises à des plantules plus âgées.

La germination des *Nelumbium* (fig. 45) est encore différente. Les graines ne germent pas lorsqu'elles sont enfouies sous la vase. Tous les entrenœuds sont raccourcis et les premières feuilles ont un long pétiole.

La grande majorité des plantes aquatiques produisent donc d'abord un appareil (cotylédons ou feuille) qui a spécialement pour but de traverser la vase. Ensuite il se forme généralement des feuilles submergées qui appartiennent à deux types très différents : profondément laciniées ou entières.

Les *Ranunculus* de la section *Batrachium*, le *Bidens Beckii* (**8**), etc., ont des feuilles primaires du premier type; plus tard seulement apparaissent les feuilles flottantes beaucoup moins découpées à l'aisselle desquelles se forment les fleurs. Il est probable que les *Myriophyllum*, les *Ceratophyllum*, etc., sont au même titre que les *Ranunculus divaricatus*, *R. fluitans*, etc., des dérivés pédogenétiques de formes à feuilles d'abord submergées puis flottantes.

Les espèces dont les premières feuilles sont entières, sont beaucoup plus nombreuses. On en trouve des exemples parmi les Phanérogames les plus diverses. Les *Calla palustris* (fig. 43), *Triglochin* (fig. 42), *Sagittaria* (fig. 1), *Alisma*, *Damasonium*, *Eichhornia*, *Nymphaea* (fig. 44 et 46), *Nuphar*, *Victoria*, etc., appartiennent à cette catégorie. Le nombre de formes qu'affectent les feuilles successives d'une même espèce est souvent considérable. Le *Nymphaea dentata*, par exemple (fig. 46), donne une première feuille aciculaire, puis des feuilles submergées minces et étroites, puis des feuilles submergées de plus en plus larges et devenant même cordées à la base, puis des feuilles flottantes à bord entier; en dernier lieu, les feuilles dentées caractéristiques.

Le fait que des feuilles primaires submergées existent dans les familles les plus éloignées, montre déjà que ce n'est pas un stade récapitulatif, mais simplement un stade intercalé par adaptation. Les *Nuphar luteum* et *N. pumilum* donnent chaque printemps des feuilles minces submergées avant les feuilles flottantes.

Le *Nelumbium codophyllum* étudié par Trécul (**20**) ne donne jamais de feuilles submergées ; il produit d'emblée des feuilles flottantes (fig. 45). Chez cette plante, les feuilles émergées dérivent manifestement de feuilles flottantes : d'après Goebel (**8**), elles n'ont de stomates que sur la face supérieure. Les feuilles flottantes seraient donc récapitulatives et rappelleraient le stade où les ancêtres de l'espèce n'avaient que des feuilles de ce type.

Nous pensons qu'il en est de même pour les *Ranunculus Flammula* (fig. 47) et *R. Lingua* (fig. 48). Lors de la germination, la plantule produit des feuilles élargies à bords dentés, qui ressemblent beaucoup plus aux feuilles des autres *Ranunculus* que les feuilles définitives. Il est à remarquer que ces feuilles ont presque exclusivement des stomates à la face supérieure, ce qui indiquerait qu'elles représentent un stade ancestral. Chaque printemps, la plante forme quelques feuilles qui rappellent par leur forme et par la distribution des stomates les feuilles primaires de la plantule. Nous aurions donc ici un exemple de récapitulation gemmaire, c'est-à-dire dans l'ontogénie de chaque bourgeon, superposée à la récapitulation plantulaire.

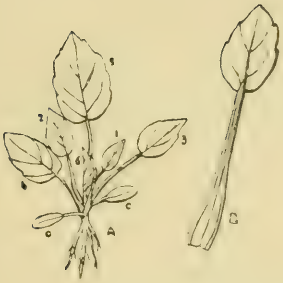


Fig. 47. — *Ranunculus Flammula.* A. Plantule. — B. Feuille prise au printemps sur une plante adulte (1/1).

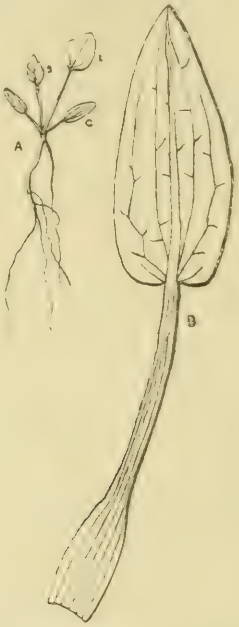


Fig. 48. — *Ranunculus Lingua.* — A. Plantule. — B. Feuille prise au printemps sur une plante adulte (1/1).

* * *

Nous avons vu que chez les plantes grimpantes à crampons, nous avons affaire à une phase intercalée dans le développement; cette phase fait place au stade définitif (phylogéniquement le plus ancien) lorsque la plante a atteint le sommet de l'arbre ou la crête du mur contre lequel elle grimpe. Les plantes aquatiques présentent quelque chose d'analogue : elles donnent d'abord des feuilles submergées et ne produisent de feuilles définitives que lorsqu'elles peuvent les étaler à la surface de l'eau. A ces exemples, on peut encore ajouter celui de certaines plantes épineuses, telles que l'*Ilex :* aussi longtemps que l'arbuste a besoin de se protéger contre les Mammifères, il donne des feuilles épineuses, représentant un stade intercalé; dès qu'il dépasse une certaine taille et se trouve hors de l'atteinte des animaux, les feuilles ancestrales, à bord entier, reparaissent.

Dans ces divers cas, le stade intercalé peut durer pendant un temps très long; le plus souvent le moment de la floraison coïncide avec celui de l'apparition du stade ancestral. Mais nous connaissons bon nombre de cas où par pédogenèse accidentelle ou normale, la floraison est plus hâtive.

⁂

E. — FEUILLES PRIMAIRES RÉCAPITULATIVES.

A diverses reprises, nous avons eu l'occasion de citer des exemples de végétaux dont les feuilles primaires rappellent plus ou moins les feuilles ancestrales. Mais c'étaient le plus souvent des exemples assez douteux. Examinons maintenant quelques cas typiques.

Le *Phyllocactus crenatus* présente très nettement la récapitulation gemmaire. Nous avons vu précédemment que les Cactacées, comme la plupart des plantes grasses, sont charnues dès le début de leur existence; ces espèces croissent dans des conditions telles que si les plantules n'étaient pas bien garanties contre la sécheresse, elles périraient inévitablement. Elles ne sont pas simplement charnues; elles ont à défendre leur réserve d'eau contre les animaux et elles sont très efficacement protégées par leur armure d'épines et souvent aussi par leur goût désagréable. Or, un certain nombre d'espèces de *Rhipsalis* et de *Phyllocactus* vivent en épiphytes et ne sont donc pas exposées aux attaques des Mammifères : à l'âge adulte, elles n'ont pas d'épines; mais d'après les observations concordantes d'Irmisch (**13**) et de Goebel (**8**), leurs plantules sont souvent anguleuses, ou tout au moins garnies d'épines, ce qui indique que ces genres dérivent probablement de formes voisines des *Cereus*. D'après ce que nous a dit Lubbers, le *P. crenatus* a également des plantules épineuses. Cette espèce est remarquable par l'extrême polymorphie de ses rameaux; les uns sont aplatis et présentent sur les bords de petites feuilles écailleuses, nullement piquantes (IV, 73); d'autres sont anguleux et ont de trois à six côtes portant des feuilles épineuses (IV, 69); d'autres encore sont anguleux et épineux dans le bas, tandis que vers le haut les côtes s'aplanissent progressivement (IV, 68 et 70); d'autres, plus rares, ont la base arrondie, nullement anguleuse, et garnie d'épines (IV, 72 et 73); enfin, il en est d'exceptionnels, dont la base arrondie porte uniquement des feuilles écailleuses (IV, 71). Ajoutons que tous les rameaux, quelle que soit leur forme, ont une base d'insertion arrondie. Sur un exemplaire de *Phyllocactus*, on peut rencontrer toutes ces diverses formes, et en outre un nombre considérable de formes intermédiaires, comme par exemple celles où la région arrondie de la base est très longue (IV, 72). Les rameaux des diverses sortes naissent les uns sur les autres; la figure 73 montre trois rameaux aplatis et complètement dénués de côtes, naissant au sommet d'un rameau anguleux. Nous n'avons pourtant jamais observé de rameaux anguleux et épineux naissant sur une portion aplatie à feuilles écailleuses : il semble que les bourgeons axillaires des feuilles épineuses aient une plus grande amplitude de variabilité que ceux des feuilles écailleuses. Les différences de rameau à rameau sont, comme on le voit, très grandes : certains d'entre eux présentent un stade récapitulatif très net; d'autres ne dépassent même jamais ce stade; d'autres enfin ne récapitulent pas.

La collection si riche du Jardin botanique de Bruxelles ne renferme aucun autre *Phyllocactus* qui ait une telle variété de formes; certaines espèces, le *P. anguliger*, par exemple, ne présentent plus à l'état adulte aucune trace de récapitulation.

On pourrait citer quelques autres exemples de plantes dont les rameaux commencent par offrir plus ou moins l'état ancestral : *Rhipsalis rhombea*, *Muehlenbeckia platyclados*, *Ranunculus Flammula* et *R. Lingua*, parfois *Acacia Melanoxylon*. Ajoutons-y quelques cas où la récapitulation est plutôt négative, en ce sens que les premières feuilles du rameau sont moins profondément découpées que les feuilles définitives et ressemblent ainsi davantage aux feuilles ancestrales : *Ficus Carica*, *Morus nigra*, *Acer tataricum*, *Symphoricarpus*, etc. (1).

Voyons maintenant quelques cas dans lesquels la récapitulation est nette sur les plantules, mais manque pour les rameaux.

La plantule de *Tropaeolum majus*, sur laquelle Goebel (**7**) a attiré l'attention, a les deux premières feuilles peltées et opposées; elles sont pourvues de minuscules stipules; celles-ci manquent aux feuilles ultérieures. Plusieurs autres *Tropaeolum* (voir Chatin, **5**), le *T. tuberosum* par exemple, ont toutes les feuilles stipulées. Le *T. canariense*, au contraire, n'a pas même de stipules aux feuilles de la première paire. Les petites stipules récapitulatives du *T. majus* semblent en voie de disparition : comme elles n'ont plus aucune utilité pour la plante, elles occupent à la base du pétiole les positions les plus variées (fig. 49) et manquent quelquefois.

---

(1) Il n'est du reste pas bien rare de voir sur une plante adulte se former tout à coup, sans raison apparente, des branches qui rappellent l'état jeune de cette espèce. On donne à ce phénomène le nom impropre de retour atavique (Rückschlag). Sur le *Hedera Helix* var. *arborescens* (qui n'est que le produit du bouturage d'un rameau florifère orthotrope de Lierre ordinaire), on observe souvent la formation de rameaux dorsiventraux. Goebel (**8**) cite aussi plusieurs cas de retours chez des plantes aquatiques. Il faut remarquer que dans ces divers exemples, il s'agit simplement d'un retour à la forme infantile; mais celle-ci n'est pas du tout un stade ancestral : elle représente au contraire un stade dérivé, acquis par l'espèce plus tard que la forme qui apparaît en dernier lieu, lors de la floraison. Il serait donc logique de désigner ces cas sous le terme de retour infantile, en réservant le nom de retour atavique à ceux où il s'agit bien réellement de la réapparition d'une phase ancestrale. C'est ce qui s'observe chez les *Cereus* monstrueux décrits par Goebel (**8**) : ils présentent souvent des rameaux typiques de l'espèce dont ils proviennent; la même chose se passe pour l'*Euphorbia havanensis cristata*.

Le plus bel exemple que nous connaissions de plantes grasses monstrueuses avec retour atavique se trouve au Jardin botanique de Bruxelles. Un pied d'*Echinopsis multiplex cristata* a donné sur toute l'étendue de sa « crête » des rameaux normaux d'*Echinopsis multiplex* typique.

Hildebrand (**11**) cite un retour atavique chez l'*Eucalyptus Globulus :* un pied adulte produisit subitement des branches à feuilles opposées, analogues à celles de sa jeunesse.

Dans les Alpes du Tyrol, on observe très souvent des retours ataviques sur le *Juniperus Sabina*.

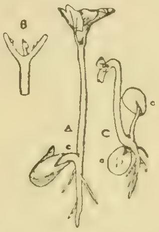


Fig. 49. — *Tropaeolum majus.* — A. Plantule normale avec les deux premières feuilles non encore développées. — B. Portion supérieure d'une plantule dont les limbes foliaires sont enlevés; les stipules sont insérées à diverses hauteurs sur les pétioles. — C. Plantule anormale dont l'un des cotylédons a allongé considérablement son pétiole (${}^{1}/_{3}$).

Citons aussi quelques exemples dans lesquels les feuilles primaires sont beaucoup plus profondément dentées ou incisées que les feuilles définitives, sans qu'il soit possible d'assigner à cette différence une valeur adaptative. Sir John Lubbock (**16**) figure *Lasiopetalum ferrugineum*, *Dodonaea viscosa*, *Carpinus Betulus*, etc.

Nous avons eu l'occasion d'examiner un assez grand nombre de plantules de Rubiacées. Chez la plupart des *Galium*, on observe que les premiers verticilles sont en tout semblables à ceux de la plante adulte; mais le premier verticille de *Sherardia arvensis* et surtout celui de *Galium peregrinum* montrent une différence très marquée entre les feuilles et les stipules, différence qui disparaît complètement plus tard.

La plantule de *Plantago Coronopus* (fig. 2) ressemble beaucoup à un *Plantago* à feuilles linéaires, tel que *P. Psyllium* ou *P. alpina* : peut-être le *P. Coronopus* dérive-t-il d'une forme analogue à ceux-ci. La récapitulation est beaucoup moins nette pour le *P. lanceolata.* Quant aux *P. media* et *P. major*, ils ne présentent pas de trace de récapitulation.

Les Conifères offrent plusieurs beaux exemples de récapitulation. Le *Larix europaea* étudié par Schenck (**18**) a des feuilles primaires persistantes au moins en partie. Les plantules de *Pinus* ont des feuilles isolées et non groupées par plusieurs. Les *Thuya*, *Biota*, *Juniperus* et *Cupressus*, qui ont à l'état adulte des feuilles écailleuses, apprimées, ont sur la plantule des feuilles squarreuses, piquantes.

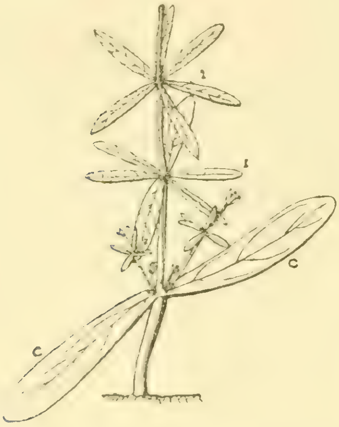


Fig. 50. — *Galium peregrinum.* — Dans le premier verticille, les stipules sont très distinctes des feuilles. Chaque cotylédon porte plusieurs bourgeons axillaires ($^1/_1$).

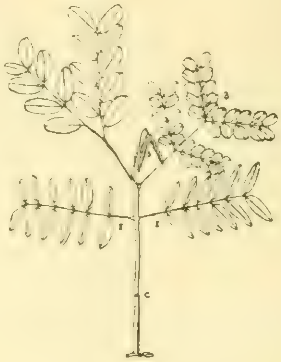


Fig. 51. — *Caesalpinia pulcherrima.* Issu de graines rapportées du Congo par M. Laurent. — *c*, point d'attache des cotylédons ($^1/_3$).

Dans les *Thuya*, *Biota*, etc., l'état adulte doit être probablement considéré comme résultant de l'adaptation à la vie dans un milieu pauvre en eau. Il y a beaucoup d'autres plantes xérophiles, appartenant aux familles les plus diverses, qui ont, à l'état adulte, des feuilles réduites, transformées en phyllodes ou en épines, ou même entièrement atrophiées, mais dont la plantule porte des feuilles normalement développées, analogues à celles des plantes voisines. Tels sont le *Zylla myagroides* (**8**) parmi les Cruciféracées; l'*Eucalyptus Globulus* parmi les Myrtacées; les *Colletia* parmi les Rhamnacées; enfin parmi les Papilionacées (**16**) les *Ulex*, *Carmichaëlia, Viminaria*, *Acacia*, etc. L'abondance relative des exemples de récapitulation parmi les plantes xérophiles tient probablement à ce que, pendant le jeune âge, ces plantes ont moins à craindre l'évaporation excessive, grâce à la protection qu'elles reçoivent des végétaux voisins.

Même en dehors des espèces xérophiles, les Papilionacées paraissent avoir de la tendance à reproduire l'état ancestral au début du développement.

Nous avons déjà cité les *Trifolium*, *Trigonella* (fig. 30) et les autres Trifoliées ainsi que les Phaséolées (*Dolichos*, fig. 14), dont la première feuille est unifoliolée, ainsi que le *Lathyrus Aphaca* (fig. 37) et le *Vicia pyrenaica* (fig. 41). Peut-être convient-il d'y ajouter le *Caesalpinia pulcherrima :* les deux premières feuilles sont opposées et pennées; la troisième feuille est quatre fois pennée, tandis que toutes les feuilles suivantes le sont deux fois. Les folioles de toutes les feuilles sont accompagnées de stipelles. Les deux premières feuilles opposées sont, à notre avis, adaptatives, la troisième est récapitulative.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Les exemples de récapitulation sont rares chez les végétaux. Dans l'immense majorité des cas où la plantule a un aspect différent de celui de la plante adulte, on peut montrer que la différence est due à ce que ses besoins sont autres que ceux de l'individu sexué. Ce stade primaire se conserve parfois très longtemps (*Hedera*, *Ranunculus aquatilis* type, etc.) — jusqu'au moment de la floraison, — et il n'est même pas rare que la phase définitive soit supprimée (*Ranunculus fluitans* et nombreux autres cas de pédogenèse).

Dans les cas si peu fréquents où la plantule présente transitoirement une phase récapitulative, celle-ci rappelle toujours un ascendant peu éloigné. Le *Vicia pyrenaica* rappelle le *V. argentea*. Le *Lathyrus Aphaca*, plus spécialisé que les *Vicia*, ne remonte dans sa phase récapitulative que jusqu'à un parent *Lathyrus*. Le *Tropaeolum majus* a transitoirement les stipules d'autres *Tropaeolum*. Les *Acacia* à phyllodes ont, dans le jeune âge, les feuilles d'espèces du même genre.

Chez les animaux, au contraire, les cas de récapitulation sont beaucoup moins rares, et le plus souvent la phase récapitulative nous renseigne sur les ancêtres lointains de l'espèce plutôt que sur ses parents immédiats.

La rareté des cas de récapitulation et leur faible récurrence tiennent, d'une part, à ce que le végétal est fixé au sol, d'autre part, à ce que ses cellules ont une paroi rigide.

L'immobilité du végétal l'oblige à habiter, dès sa jeunesse, le même milieu que pendant l'âge adulte. Parmi les animaux, il arrive au contraire très souvent que les jeunes ont un genre de vie tout différent de celui des adultes, mais semblable à celui des ancêtres. Les jeunes Cirrhipèdes sont libres et ont les mêmes besoins — et partant les mêmes organes — que les autres Crustacés; les Grenouilles mènent d'abord une vie aquatique comme leurs ancêtres Poissons. Chez les végétaux, rien de pareil : toutes les Phanérogames aquatiques dérivent de plantes terrestres; mais si, au début de leur existence, elles avaient des feuilles adaptées à la vie aérienne, elles seraient inévitablement vouées à la destruction. Les quelques rares traces ancestrales qui s'observent transitoirement chez certaines espèces sont de telle nature qu'elles ne gênent pas leur possesseur. Mais il serait inconcevable que ces caractères provinssent d'ancêtres éloignés : ils ne seront épargnés par la sélection naturelle que s'ils sont légués par des ascendants assez proches et qui ne vivaient pas dans des conditions trop différentes.

L'absence de la faculté de déplacement a aussi amené, chez les végétaux, une adaptabilité plus grande que celle des animaux : ceux-ci peuvent, lorsque les conditions d'existence changent autour d'eux, se mettre à la recherche d'un milieu plus favorable ; la plante étant fixée au sol, ne se tirera d'affaire que si elle peut se modifier de façon à s'adapter aux nouvelles conditions de vie. Aussi y a-t-il chez les végétaux de nombreux exemples d'adaptation individuelle. (Plantules de *Nymphaea*, fig. 44.) Nous ignorons si des modifications de ce genre peuvent être transmises aux descendants, mais il ne paraît pas douteux que la sélection naturelle ait déterminé la fixation héréditaire d'une adaptabilité très étendue. Aussi les espèces végétales se débarrassent-elles rapidement de toutes les inutilités que leur lèguent leurs ancêtres.

Les organes transitoires des animaux sont réemployés en totalité au profit de l'organisme : les arcs branchiaux des Mammifères servent à former une quantité d'organes de la face et du cou ; la queue de la Grenouille est dévorée par les phagocytes et sa substance est réutilisée par le jeune Batracien. Au sein du végétal, de pareils phénomènes sont exceptionnels et d'ailleurs incomplets : les cellules sont entourées d'une membrane rigide qui les empêche de se déplacer ; le contenu cellulaire est plus ou moins complètement résorbé, mais la cellulose reste inaltérée. L'organe inutile ne peut être éliminé qu'avec « perte de substance ».

Pour établir la phylogénie des espèces végétales, l'ontogénie n'est donc que d'un faible secours ; il faut s'adresser essentiellement à la morphologie et à la paléontologie, qui n'en est du reste qu'une branche.

Nous pouvons conclure en disant que *le végétal forme, dans le cours de son évolution individuelle, les organes dont il a successivement besoin ; les organes transitoires sont le plus souvent intercalaires et acquis nouvellement par l'espèce ; très rarement, ce sont des legs faits par un parent.*

BIBLIOGRAPHIE

Nous ne citons que les travaux les plus importants. On trouvera une bibliographie *très complète* dans les ouvrages de Klebs (**15**) et de sir John Lubbock (**16**).

1. L. Beissmer, Ueber Jugendformen von Pflanzen, speciell von Coniferen. (*Ber. d. deutschen Bot. Ges.*, Bd VI, S. LXXXIII, 1888.)

2. Fr. Buchenau, Zur Morphologie von *Hedera Helix*. (*Bot. Zeit.*, 5. August 1864.)

3. R. Caspary, Ueber Samen, Keimung, Specien und Nährpflanzen der Orobanchen. (*Flora*, 1854, p. 577.)

4. C. Darwin, Les mouvements et les habitudes des plantes grimpantes. Traduction française. Paris, Reinwaldt, 1877.

5. J. Chatin, Mémoire sur la famille des Tropéolées. (*Ann. des Sciences natur.* [4], t. V, p. 383, 1856.)

6. K. Goebel, Ueber die Jugendzustände der Pflanzen. (*Flora*, 1889, S. 1.)

7. K. Goebel, Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane. (*Schenck's Handbuch der Botanik*, Bd III, Erste Hälfte, S. 99.)

8. K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, 2 vol. Marburg, Elwert'sche Verlagsbuchhandlung, 1889, 1891, 1893.

9. G. Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen in der Entwickelung der Keimpflanze. Wien, Carl Gerold's Sohn, 1877.

10. G. Haberlandt, Ueber die Ernährung der Keimlinge und die Bedeutung des Endosperms bei Viviparen Mangrovepflanzen. (*Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg* XII, p. 91, 1894.)

11. Fr. Hildebrand, Einige Beobachtungen an Keimlingen und Stecklingen. (*Bot. Zeit.*, 8. Januar 1892.)

12. Th. Irmisch, Zur Naturgeschichte von *Melittis Melissophylum*. (*Bot. Zeit.*, 6 August 1858.)

13. Th. Irmisch, Ueber die Keimpflanzen von *Rhipsalis Cassytha* und deren Weiterbildung. (*Bot. Zeit.*, 31 März 1876.)

14. Ed. de Janczewski, Études morphologiques sur le genre *Anemone*. (*Rev. gén. de Bot.*, IV, p. 241, 1892.)

15. G. KLEBS, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. (*Unters. a. d. Bot. Inst. zu Tübingen*, Bd I, S. 586, 1885.)

16. SIR JOHN LUBBOCK, A Contribution to our Knowledge of Seedlings. 2 vol. London, Kegan Paul, Trench, Trübner and Co, 1892.

17. H. SCHENCK, Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. I. Th Biologie. (*Schimper's Botanische Mittheilungen aus den Tropen.* Jena, G. Fischer, 1892.)

18. H. SCHENCK, Ueber Jugendformen von Gymnospermen, speciell von *Larix europaea.* (*Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn.* 5 Juni 1893.)

19. A. TRÉCUL, Recherches sur la structure et le développement du *Nuphar luteum.* (*Ann. Sciences natur.* [3], t. IV, p. 331, 1845.)

20. A. TRÉCUL, Études anatomiques sur la *Victoria regia.* (*Ibid.* [4], t. I, p. 145, 1854.)

21. M. TREUB, Notes sur l'embryogénie de quelques Orchidées. (*Natuurk. Verh. d. kon. Akad. Amsterdam.* Bd XIX, 1879.)

22. H. DE VRIES, Eine Methode, Zwangsdrehungen aufzusuchen. (*Ber. d. deutschen bot. Ges.*, Bd XII, S. 25, 1894.)

23. A. WINKLER, Ueber die Keimpflanze der *Merurialis perennis.* (*Flora*, 1880, S. 339).

II. — ORGANOGÉNIE DE LA FEUILLE.

Nous avons dit en commençant que l'embryologie végétale peut être envisagée à deux points de vue : l'ontogénie de l'individu dans son ensemble, et l'organogénie de chacune de ses parties.

Pour vérifier si le principe de la récapitulation s'applique au développement des végétaux, l'organogénie des racines et des tiges offre peu de faits intéressants. Les racines se développent presque toujours directement et leur structure est du reste assez analogue dans tout le groupe des Phanérogames. Pourtant les *racines* de *Stratiotes aloides* présentent nettement de la récapitulation : les racines adultes sont complètement privées de vaisseaux, mais les parties voisines du point végétatif renferment des vaisseaux bien formés qui se désorganisent ultérieurement.

Schenck (**8**, vol. 2) a montré que dans la *tige* de la plupart des lianes à structure anormale, la région jeune a la structure ordinaire des Dicotylédones. La récapitulation y est donc évidente. Il y a néanmoins certains types qui sont déjà anormaux dès l'origine. L'organogénie de beaucoup de tiges charnues a été étudiée par Goebel (**5**, vol. 1). Quelques espèces d'*Euphorbia* et d'*Opuntia* ont des feuilles vertes près du point végétatif; ces feuilles tombent bientôt et sont souvent remplacées par des épines (1). A côté de ces espèces qui récapitulent, il en est beaucoup d'autres qui ne présentent aucune trace des feuilles vertes que possédaient les ancêtres.

---

(1) Cette récapitulation organogénique est toute différente de la récapitulation ontogénique dont nous avons parlé à propos des *Phyllocactus*. Chez ceux-ci le rameau n'offre les caractères ancestraux qu'au moment de sa naissance; dès qu'il a atteint un certain âge, il cesse de former des épines et des côtes (IV, 68, 70, 73) : le rameau récapitule dans son ensemble. Chez les *Euphorbia* et les *Opuntia* décrits par Goebel, toutes les portions d'un rameau ont été, pendant leur jeunesse, garnies de feuilles ancestrales : le rameau récapitule au fur et à mesure de sa croissance.

Dans le présent travail, nous nous occuperons de l'organogénie de la feuille, et nous étudierons successivement la disposition des feuilles sur le rameau, leur forme et leur structure. Nous aurons aussi, à propos de la forme, à étudier quelques organes transitoires (glandes, stipules, etc.) : exemples d'intercalation dans l'organogénie, analogues aux exemples d'intercalation dans l'ontogénie, que nous ont offerts beaucoup de plantules.

Si l'ontogénie nous a donné peu d'exemples de récapitulation, l'organogénie en montrera moins encore; c'est à peine si nous trouvons quelques cas où des particularités du développement peuvent être considérées comme des legs ancestraux. Dans la grande majorité des espèces, le développement foliaire est direct; nous essaierons de montrer suivant quelles règles il s'accomplit.

Voici le procédé qui nous a servi dans nos recherches. Les objets fixés et débarrassés de l'air par l'alcool, sont plongés un jour dans l'eau, puis un jour dans une solution aqueuse d'hydrate de chloral à 50 °/₀, puis un jour dans une solution à 100 °/₀. Les points végétatifs sont alors préparés sous le microscope simple et montés dans : eau, 100 centimètres cubes; glycérine, 16 centimètres cubes; hydrate de chloral, 100 grammes; gomme arabique, 50 grammes. Le lendemain, ils sont devenus tout à fait transparents. La même méthode convient parfaitement pour l'étude de l'organogénie de la fleur. Le milieu conservateur durcit rapidement, et il est inutile de luter les préparations.

1. Disposition des feuilles.

Les feuilles gardent le plus souvent la disposition qu'elles avaient au point végétatif. Les feuilles de *Ceratophyllum* (IV, 61) naissent déjà en verticilles. Les feuilles de *Cunonia* (¹) (III, 43, 44, 45), de *Sambucus* (III, 49), de *Cerastium*, etc., sont opposées dès leur jeu-

---

(¹) Les rameaux de *Cunonia capensis* proviennent du Jardin botanique de Gand et ont été mis obligeamment à notre disposition par le professeur F. Mac Leod.

nesse. De même, les feuilles distiques des Graminées (*Ammophila*, III, 55), d'*Iris*, d'*Hydrocotyle* (I, 14, 15), de *Cicer* (I, 2), de *Vicia* (I, 3), de *Lathyrus* (I, 4 à 7), naissent sur deux rangs. Le fait est intéressant pour l'*Hydrocotyle* et les Viciées ; en effet, ces plantes appartiennent à des familles dont la plupart des types ont les feuilles alternes et disposées suivant une spire. Les feuilles alternes sont généralement alternes dès leur formation : *Spiraea* (II, 24), *Acacia* (I, 8), *Ptarmica* (III, 42), *Araucaria* (III, 56), etc.

Dans quelques rares cas, la disposition primitive des feuilles est altérée dans la suite. Sur le point végétatif de *Potamogeton densus* (III, 54), les feuilles naissent alternes et distiques comme chez les autres *Potamogeton*. Mais ultérieurement, les divers entrenœuds s'allongent d'une façon très inégale : il y a alternativement un entrenœud qui s'accroît et un autre qui reste très court, de sorte que les feuilles ont l'air d'être opposées (fig. 21). L'*Eucalyptus Globulus* (¹) porte dans le jeune âge des feuilles opposées qui naissent opposées (III, 53) ; sur la plante adulte, les feuilles sont alternes, mais elles naissent également opposées (III, 52), et n'acquièrent leur position alterne que lors de l'allongement de la tige (III, 51). Chez d'autres *Eucalyptus*, la disposition des feuilles au même niveau sur le point végétatif est moins bien marquée : les feuilles alternes d'*E. Raveretiana* et d'*E. Gunnii* naissent tantôt à peu près opposées, tantôt distinctement alternes ; ces différences existent d'un rameau à l'autre d'un même exemplaire.

2. Forme des feuilles.

Le développement de la forme des feuilles a été surtout étudié par Trécul (**10**), par Eichler (**2**) et par Bower (**1**).

Les feuilles naissent sur le point végétatif sous la forme d'un petit mamelon (feuille primordiale) qui se différencie ensuite.

(¹) Les rameaux à feuilles alternes d'*Eucalyptus Globulus* proviennent du Jardin botanique de Liége et ont été mis obligeamment à notre disposition par le professeur A. Gravis.

Eichler distingue à ce second stade : 1° la portion basilaire (Blattgrund) qui donne la gaine de la feuille ou bien la base du pétiole avec les stipules; 2° la portion supérieure (Oberblatt) dont proviennent le limbe et le pétiole. Bower a modifié cette terminologie : il appelle *phyllopode* tout l'axe de la feuille depuis la base jusqu'au sommet; la partie inférieure (Blattgrund d'Eichler) est appelée *hypopode;* la partie qui donne le pétiole est nommée *mésopode;* enfin, la portion qui supporte directement les ramifications du limbe, est l'*épipode.* Il est à remarquer que le terme « phyllopode » désigne uniquement, chez Bower, l'axe de la feuille, à l'exclusion de ses ramifications.

Ce serait une erreur de croire que toutes les feuilles présentent cette distinction en un hypopode, un mésopode, un épipode et des ramifications; les feuilles les plus simples ne montrent rien de pareil. Il est possible que chez l'*Araucaria* (III, 56) cette disposition soit primitive; mais dans d'autres feuilles dont la simplification est probablement secondaire (*Sempervivum*, IV, 63; *Ceratophyllum*, IV, 61, 62), la distinction entre ces diverses portions fait néanmoins défaut dès l'origine. Ce n'est que dans les cas les plus typiques que les diverses portions du phyllopode sont nettement différenciées. Où sont, par exemple, le mésopode et l'hypopode dans une feuille de *Cobaea* (fig. 35)? Nous verrons à propos de la position des stipules que l'hypopode et le mésopode ne sont pas non plus nettement distincts. A notre avis, la valeur morphologique de la terminologie de Bower consiste dans la distinction entre le phyllopode et les ramifications de celui-ci.

Examinons d'abord la formation de quelques organes qui servent à protéger les jeunes feuilles. Leur évolution présente deux traits communs : 1° ils naissent très tôt et sont complètement formés alors que le limbe foliaire est encore à l'état de méristème; 2° ils disparaissent (pour suppression d'emploi) dès que les tissus de la feuille n'ont plus besoin de protection.

A. Organes transitoires. — Pendant leur période de développement, les jeunes feuilles ont à se garantir contre un grand nombre d'influences nuisibles: chaleur, lumière, pluie, animaux, etc.; aussi n'est-il pas étonnant que dans la grande majorité des espèces, elles soient mises d'une façon ou d'une autre à l'abri des risques extérieurs. Beaucoup de moyens de protection ont été décrits dans ces dernières années, particulièrement par Potter (**6**), Groom (**7**) et Stahl (**9**).

Nous ne nous occuperons ici que des cas où la protection est effectuée par les jeunes feuilles elles-mêmes.

α. *Poils.* — Les jeunes feuilles des plantes terrestres sont souvent couvertes d'un feutrage de très longs poils : *Aruncus sylvester, Acacia myriobotrya, Æsculus Hippocastanum*, etc. (Dans nos dessins, les poils ont toujours été négligés.) Ces poils sont complètement formés et ont leur paroi fortement épaissie lorsque la feuille elle-même est à peine différenciée; ils tombent sans laisser de vestiges dès que la feuille a pris un développement suffisant.

β. *Glandes terminales.* — Chez diverses plantes aquatiques, les segments des jeunes feuilles se terminent par une pointe effilée portant une glande dont les cellules renferment du tanin et une manière huileuse : *Myriophyllum, Ceratophyllum* (IV, 62). Les segments de la feuille de *Hottonia palustris* (III, 46 et 47) se terminent également par un groupe de cellules à contenu huileux et tannifère, laissant au milieu d'elles un creux en forme d'entonnoir, au fond duquel aboutit la nervure étalée en pinceau; cet organe fonctionne probablement comme un stomate aquifère (1). Il ne nous paraît pas douteux que ces glandes aient pour fonction de défendre les tissus tendres des jeunes feuilles contre les mollusques et les autres animaux aquatiques.

γ. *Stipules.* — Ce sont les organes les plus efficaces dans la défense des feuilles. Quoiqu'il ne manque pas de cas où la protection soit effectuée par les feuilles plus âgées qui s'enroulent autour des jeunes feuilles ou les recouvrent comme des capuchons (*Lathyrus tenuifolius*, I, 4; *L. Nissolia*, I, 7; *Spiraea Douglasi*, II, 24; *Eucalyptus Globulus*, III, 52 et 53; *Ammophila arenaria*, III, 55), on peut dire que dans la généralité des Dicotylédones, ce sont les stipules qui abritent les feuilles les plus tendres. Aussi ces organes sont-ils le plus souvent transitoires : leur fonction est terminée et ils tombent dès que la feuille est adulte.

---

(1) Il n'est pas rare que les jeunes feuilles portent des stomates aquifères auxquels aboutissent les ramifications de la nervure : *Hydrocotyle* (I, 17); ils ne fonctionnent que pendant le jeune âge et se flétrissent bientôt.

Que représentent phylogéniquement les stipules? Il n'est pas possible de fournir à cette question une réponse décisive. L'organogénie montre qu'elles naissent d'ordinaire sous forme d'éminences placées à la base du phyllopode, de même que les segments du limbe naissent sous forme d'éminences placées plus haut sur le phyllopode. Il se pourrait donc que les stipules fussent simplement des segments spécialisés en vue de la protection. Toujours est-il que la différence d'origine entre les stipules et les folioles est loin d'être aussi tranchée qu'on l'admet en général : il est inexact que les segments du limbe naissent toujours de l'épipode, tandis que les stipules naîtraient seules de l'hypopode. Chez le *Lathyrus tingitanus* (I, 10) et le *L. hirsutus* (I, 9), les folioles latérales naissent en partie sur l'hypopode. Les stipules « soudées au pétiole » des *Rosa*, du *Potentilla fruticosa* (III, 36 et 37, et fig. 53, F) et du *Filipendula hexapetala* (II, 32, et fig. 53, E) se forment en partie sur le mésopode. Il en est de même des stipules « libres » du *Swainsonia coronillaefolia* (I, 12). Nous avons dit plus haut que les stipules de la première paire de feuilles de *Tropaeolum majus* (fig. 49) sont souvent tout entières sur le pétiole.

Dans les cas où la protection est le plus efficace, les stipules, souvent très spécialisées, abritent la feuille même dont elles dépendent (*Hydrocotyle*, I, 14 et 15; *Cunonia*, III, 43) : toutes les feuilles et le point végétatif lui-même sont recouvertes par les stipules; ailleurs, elles protègent seulement les feuilles plus jeunes que celles dont elles font partie (*Lathyrus pratensis*, I, 13; *Sorbaria sorbifolia*, II, 29); enfin, il ne manque pas d'espèces dont les stipules réduites ne jouent plus qu'un rôle effacé (*Lathyrus Nissolia*, I, 7; *Sambucus*). Eichler donne une longue liste (**2**, p. 26) dans laquelle il indique, d'après ses observations et d'après celles de Trécul (**10**), à quel moment naissent les stipules relativement au limbe : tantôt elles se forment avant ou pendant que l'épipode se ramifie; tantôt elles prennent naissance après que la ramification principale de l'épipode est déjà terminée. Essayons de déduire quelques règles des nombreux faits connus.

† *Lorsque les stipules protègent leur propre feuille, elles naissent et se développent avant la différenciation du phyllopode en hypopode et épipode.* Chez l'*Hydrocotyle* (I, 14 et 15), la première ébauche des stipules est constituée par un bourrelet qui fait tout le tour du point végétatif (I, 14, B); le bourrelet s'accroît beaucoup, de façon à former un capuchon qui recouvre aussi bien le point végétatif que la petite éminence représentant la feuille (I, 15, B et b. s.); celle-ci n'a pas encore le moindre vestige de ramification. Plus tard, l'entrenœud s'allonge, écarte les stipules et la feuille peut enfin s'étaler.

Les stipules de *Cunonia capensis* sont encore plus spécialisées. Elles constituent à l'extrémité de chacun des rameaux de l'arbre deux lames foliacées, appliquées l'une contre l'autre. Lorsqu'on écarte ces lames ou qu'on enlève l'une d'elles (III, 43), on constate que la portion inférieure et médiane de leur face interne est recouverte d'un enduit (¹) blanc (cireux ou résineux?) soluble dans l'éther; la masse pâteuse cache les deux limbes foliaires encore rudimentaires entre lesquels se trouvent deux nouvelles lames beaucoup plus petites, souvent à peine visibles. La position des lames foliacées et la comparaison avec les types voisins de la famille des Saxifragacées montrent que ce sont des stipules : chaque lame est formée phylogéniquement par la soudure de deux stipules appartenant chacune à l'une des feuilles. Lors de l'épanouissement des feuilles, celles-ci écartent les stipules qui se recourbent vers le

---

(¹) L'enduit est sécrété par des glandes stipitées très nombreuses, répandues sur la portion inférieure et médiane de la surface interne des stipules, ainsi que sur les jeunes limbes. Ces glandes meurent bientôt : c'est un exemple typique d'organe transitoire intercalé dans le développement de la feuille.

dehors et tombent bientôt en laissant une cicatrice circulaire à la base de la paire de feuilles.

Voyons maintenant comment se forment ces stipules. Sur un point végétatif très jeune (III, 45, C), on les voit apparaître sous forme de deux petits mamelons (les futures feuilles) décussés avec les premiers (III, 44, D). Contrairement à l'opinion généralement reçue (¹), les stipules se forment ici avant la première ébauche du phyllopode. Ajoutons que les mamelons stipulaires ne montrent dans leur évolution aucune trace de la « soudure » des deux stipules dont dérive chacune des stipules de *Cunonia* : ces organes sont simples dès l'origine.

†† *Lorsque les stipules ne protègent que les feuilles plus jeunes qu'elles, elles naissent avant ou pendant la ramification de l'épipode.* Le plus souvent, elles naissent avant que l'épipode montre de mamelons latéraux : *Cicer* (I, 2), *Vicia* (I, 3), *Lathyrus pratensis* (I, 13), *Phaseolus* (I, 11), *Swainsonia* (I, 12), *Sorbaria sorbifolia* (II, 29), etc. Parfois elles se forment pendant que l'épipode se ramifie : *Filipendula hexapetala* (II, 32), *F. Ulmaria* (II, 34, 35), *Ranunculus aquatilis* (IV, 59, 60); enfin, Eichler cite des Ombellifères chez lesquelles les stipules naîtraient après que la ramification du premier degré est terminée (*Heracleum*, *Ægopodium*, etc.). Nous n'avons pas eu l'occasion de vérifier ce point qui nous paraît douteux.

††† *Lorsque la fonction protectrice des stipules est peu importante, elles naissent après que l'épipode s'est ramifié.* C'est ce qui se produit pour les feuilles assimilatrices de *Rosa* (II, 22). Nous ignorons comment se développent les feuilles basilaires et les feuilles apicales des rameaux de *Rosa*.

†††† *Lorsque les stipules n'ont plus aucun rôle de protection, le*

(¹) Goebel (**4**, p. 230) dit : « Die zeitliche Entstehung der Stipulæ ist keine fest bestimmte, sie erfolgt aber immer erst nach der Differenzirung des Primordialblattes in Blattgrund und Oberblatt, entweder vor oder nach Anlegung der Glieder erster Ordnung an der Spreitenanlage. » Or les mamelons stipulaires de *Cunonia* se montrent certainement avant les mamelons foliaires.

début de leur formation est encore plus tardif; souvent même elles n'apparaissent plus du tout. Des stipules très réduites et tardives se rencontrent chez le *Lathyrus Nissolia* (I, 7), chez les *Sambucus* (III, 48, 49 et 50). Les espèces de ce dernier genre sont très intéressantes : le *S. Ebulus* a normalement de petites stipules sans importance; celles du *S. nigra* sont, quand elles existent, transformées en nectaires, mais dans ce cas elles ne fonctionnent naturellement qu'après l'épanouissement de la feuille. Chez les diverses espèces, leur formation débute seulement lorsque la feuille forme ses ramifications du second degré. Enfin, on connaît des plantes dont certaines feuilles sont privées de stipules, quoique les autres feuilles possèdent ces organes : *Tropaeolum majus* (feuilles postérieures à celles de la première paire, II, 18), *Lathyrus tenuifolius* (feuilles de la plantule, I, 4 et 5) : dans l'organogénie de ces feuilles, les stipules ne sont pas même ébauchées.

En résumé, nous pouvons dire que *les stipules protectrices naissent d'autant plus tôt, qu'elles doivent fonctionner plus tôt.*

⁂

A côté des stipules transitoires à fonction uniquement protectrice, il en est d'autres qui ont un rôle d'assimilation : ce sont, par exemple, les stipules de *Lathyrus Aphaca* et celles des Rubiacées de nos régions. Les stipules de *L. Aphaca* sont les organes d'assimilation essentiels de la plante adulte : elles naissent très tôt (I, 6). Quant aux stipules des Rubiacées, elles débutent sur le bourrelet circulaire aux dépens duquel se forment toutes les feuilles et stipules d'un verticille ; chez les *Galium* étudiés par Trécul (**10**), par Eichler (**2**) et par Goebel (**5**), les deux feuilles opposées sont ébauchées avant les stipules. Au contraire, chez le *Sherardia arvensis* (I, 1), stipules et feuilles se forment en même temps. Le *Lathyrus Aphaca* et les Rubiacées nous fournissent de nouveaux exemples de la formation d'autant plus hâtive d'un organe que son importance fonctionnelle est plus grande.

⁂

B. LIMBE FOLIAIRE. — On sait qu'à l'exception des Palmiers (**3**) et de quelques Aroïdées, dans lesquels la feuille se déchire [1], la segmentation du limbe est le résultat d'une véritable ramification. Celle-ci est le plus souvent latérale, mais il est pourtant des cas non douteux où elle est terminale et dichotomique. Il n'est du reste pas possible d'indiquer nettement la différence entre la ramification terminale et la ramification latérale.

α. *Ramification terminale.* — L'exemple le plus frappant est fourni par le *Ceratophyllum demersum.* Les feuilles naissent en verticilles et les éminences foliaires subissent bientôt une première dichotomie (IV, 61, D), puis chacune des branches se divise encore, de façon à constituer un ensemble à quatre lobes (IV, 61, B et A, et 62). Les feuilles d'*Utricularia vulgaris* subissent, d'après nous, une première ramification par dichotomie [2] (IV, 57); les ramifications ultérieures sont latérales (IV, 58). Chez le *Ranunculus aquatilis* (IV, 59 et 60) naît d'abord latéralement une paire d'éminences qui se divisent ensuite par dichotomie.

β. *Ramification latérale* [3]. — L'ordre dans lequel naissent les lobes du phyllopode est assez variable; il est *acropète*, lorsque les lobes les plus anciens sont à la base et que les nouveaux lobes naissent progressivement au-dessus de ceux-ci vers l'extrémité distale du phyllopode : *Cicer* (I, 2), *Vicia* (I, 3), *Swainsonia* (I, 12), *Sorbaria* (II, 21), *Holodiscus discolor* (II, 31), *Sambucus Ebulus* (III, 48), etc. ; — l'ordre est *basipète*, lorsque les lobes les premiers formés sont au sommet et que la naissance de nouveaux lobes se poursuit vers la base : *Hottonia* (III, 46 et 47), *Rosa* (II, 22), *Sambucus nigra* (III, 49), etc. ; — il est *divergent*, lorsque les lobes les plus anciens se trouvent vers la portion moyenne du phyllopode, et que la formation de nouveaux lobes procède de là vers le sommet (lobes acropètes) et vers la base (lobes basipètes) ; mais la production de lobes acropètes et la production de lobes basipètes ne sont pas toujours simultanées : le plus souvent, les lobes du sommet sont formés avant ceux de la base et le phyllopode continue à donner des lobes basipètes longtemps après que sa portion distale a cessé de se ramifier : *Achillaea* (III, 40 et 41), *Ptarmica* (III, 42), etc. ; — nous croyons qu'il est utile d'admettre avec Eichler, contrairement à l'avis de Goebel (**4**, p. 227), un quatrième type; la ramification *parallèle*, dans laquelle, après les deux rangées de lobes latéraux, il se forme deux nouvelles rangées plus rapprochées du milieu ; la chose se voit très nettement chez le *Filipendula* (II, 54). Ce dernier mode de ramification existe même chez des feuilles qui ne portent qu'un petit nombre de rameaux : chez le *Potentilla fruticosa* (fig. 53, F), les feuilles n'ont souvent que deux paires de lobes : il naît d'abord une paire de lobes latéraux (III, 36), puis, entre ceux-ci, une nouvelle paire de lobes (III, 37). La ramification *cyclique* d'Eichler — mode suivant lequel se forment les feuilles peltées : *Hydrocotyle* (I, 14 à 17), *Tropaeolum* (II, 18) – et la ramification *ternée* – dans laquelle il ne se produit qu'une paire de lobes latéraux : *Phaseolus* (I, 11), *Ranunculus* (IV, 59 et 60) — ne sont, comme le fait remarquer Goebel (**4**, p. 227), que des cas particuliers des types que nous venons de passer en revue.

---

[1] Un déchirement analogue se fait chez plusieurs *Laminaria* et genres voisins. Certains Basidiomycètes présentent aussi quelque chose de comparable : le chapeau jeune de *Clitocybe laccata* a des bords entiers; plus tard il s'y produit des déchirures radiales.

[2] Goebel (**4**, p. 227) dit : « Eine Dichotomie im strengen Sinne des Wortes findet auch bei *Utricularia* nicht statt : der obere Blattleppen entsteht etwas vor dem untern. » Nous pensons qu'en réalité les deux rameaux naissent en même temps (par division du point végétatif propre de la feuille), mais ils ne croissent pas également vite.

[3] Pour la facilité de l'exposition, nous appellerons « lobes » tous les rameaux de la feuille, quelle que soit la profondeur des découpures du limbe : les dents, les segments et les folioles. Il y a des lobes de divers degrés : ceux du premier degré sont portés par le phyllopode et portent, à leur tour, les lobes du second degré.

On peut appliquer à la formation des lobes du deuxième degré et à la formation des lobes du troisième degré, ce que nous venons de dire pour les lobes du premier degré (¹). Leur ordre de naissance

---

(¹) Il n'est pas toujours facile, ni même possible, de distinguer les lobes des divers degrés, surtout lorsque les échancrures du limbe sont peu profondes :

peut être acropète (*Filipendula*, II, 33), basipète (*Sambucus nigra*) ou divergent (*Achillaea*, III, 41; *Sorbaria*, II, 30).

Les stipules se ramifient parfois aussi; nous n'avons observé que des cas de ramification basipète : *Sorbaria* (II, 29), *Filipendula* (II, 33).

Dans une même feuille, la formation des lobes des divers degrés ne suit pas nécessairement le même type : chez le *Filipendula hexapetala* (II, 32 et 33), la formation des lobes du premier degré est divergente-parallèle; celle des lobes du deuxième degré est acropète; enfin, la ramification des stipules est basipète. Chez le *Sorbaria*, la ramification du premier degré est acropète; celle du second degré, divergente; celle des stipules, basipète (II, 29 et 30).

⁂

Tous ces divers modes de développement doivent être considérés comme dérivant du type acropète. Nous voyons, en effet, que les organes végétaux à croissance indéfinie (tiges, racines) se ramifient toujours suivant ce type; les autres modes ne se rencontrent que dans des organes à croissance limitée (placenta, étamines, feuilles). La relation qui lie le mode — défini ou indéfini — de croissance et le type de développement se voit dans certains *cladodes*, rameaux assimilateurs à croissance limitée comme celle des feuilles. Ce sont, à notre connaissance, les seules tiges à ramification basipète : chez l'*Asparagus plumosus*, on voit le bourgeon axillaire des feuilles réduites donner des ramifications latérales basipètes (II, 19); les rameaux sont donc de plus en plus jeunes à mesure qu'on se rapproche du point d'insertion du bourgeon (II, 20). A l'état adulte, les rameaux les derniers formés sont plus petits que les premiers.

Spiraea chamaedryfolia et sa variété *ulmifolia* (fig. 53, A, B, et II, 25 à 28). La même difficulté existe pour les ramifications de la feuille de *Sambucus nigra laciniata* (fig. 52, C, et III, 50) : les deux paires inférieures de segments (à formation basipète) sont incontestablement du premier degré; mais les segments placés au-dessus de ceux ci (et à formation acropète) peuvent être considérés comme des lobes du premier degré ou comme des lobes du segment terminal (et partant, du deuxième degré).

Les cladodes de *Phyllocactus*, *Phyllanthus*, *Xylophylla* ont conservé le type acropète de développement.

⁂

Demandons-nous maintenant à quoi tiennent les différences qu'on observe d'une plante à l'autre dans le type de développement de la feuille : ébauchons une *étiologie* du développement foliaire.

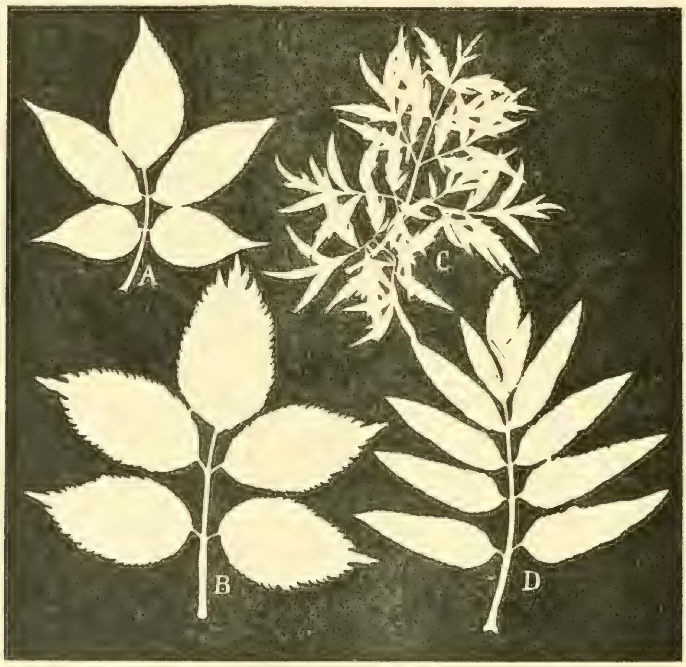


FIG. 52. — A *Sambucus racemosa*. — B. *S. nigra*. — C. *S. nigra laciniata*. — D. *S. Ebulus* (1/4). — (Photographies directes de feuilles.)

D'une façon générale, on peut affirmer que *les lobes qui se forment les premiers deviennent les plus grands*, ou, ce qui revient presque au même, que *les lobes destinés à devenir les plus grands naissent les premiers* (¹).

Le *Sambucus Ebulus* est la seule espèce du genre dont les segments du premier degré soient de taille graduellement décroissante de la base vers le sommet de la feuille (fig. 52, D). Les *S. nigra*, *nigra laciniata*, *canadensis* et *racemosa* (fig. 52, A, B, C) ont au contraire les segments supérieurs plus grands que les inférieurs. La différence de taille n'est pas très marquée, mais elle n'en influe pas moins sur le type de ramification des feuilles : acropète chez le *S. Ebulus* (III, 48), il est basipète chez tous les autres (III, 49 et 50). Toutes les espèces, à l'exception du *S. nigra laciniata,* ont les segments finement dentés ; les dents les plus grandes sont au sommet, les plus petites à la base des segments : leur ordre de développement est basipète. Le *S. nigra laciniata* a les segments profondément découpés et segmentés à leur tour ; les divisions deviennent de plus en plus petites à mesure qu'on se rapproche du sommet des segments : leur formation est acropète. Le *S. nigra laciniata* dérive probablement du *S. nigra* type ; il est curieux de voir qu'en modifiant leur forme, les feuilles ont aussi changé complètement leur type de croissance : il y a donc ici absence complète de récapitulation.

Le *Filipendula hexapetala* a, comme nous l'avons vu, des feuilles dont le développement est assez compliqué. La feuille adulte (fig. 53, E) présente entre les deux rangées de segments latéraux, d'autres segments plus petits : l'organogénie montre que ces petits segments se forment après ceux des grandes rangées et en dedans d'eux (II, 33). Les segments des deux rangées principales n'ont pas tous les mêmes dimensions ; les segments les plus proches du sommet de la feuille sont moins grands que ceux du milieu : ils se forment plus tard (II, 32). Les segments de la base sont plus petits encore : ils continuent à se former longtemps après que le sommet du phyllopode a cessé de produire de nouveaux mamelons (II, 32). Les segments latéraux se ramifient à leur tour ; leurs divisions

---

(¹) Nous discuterons les deux énoncés à la fin du travail.

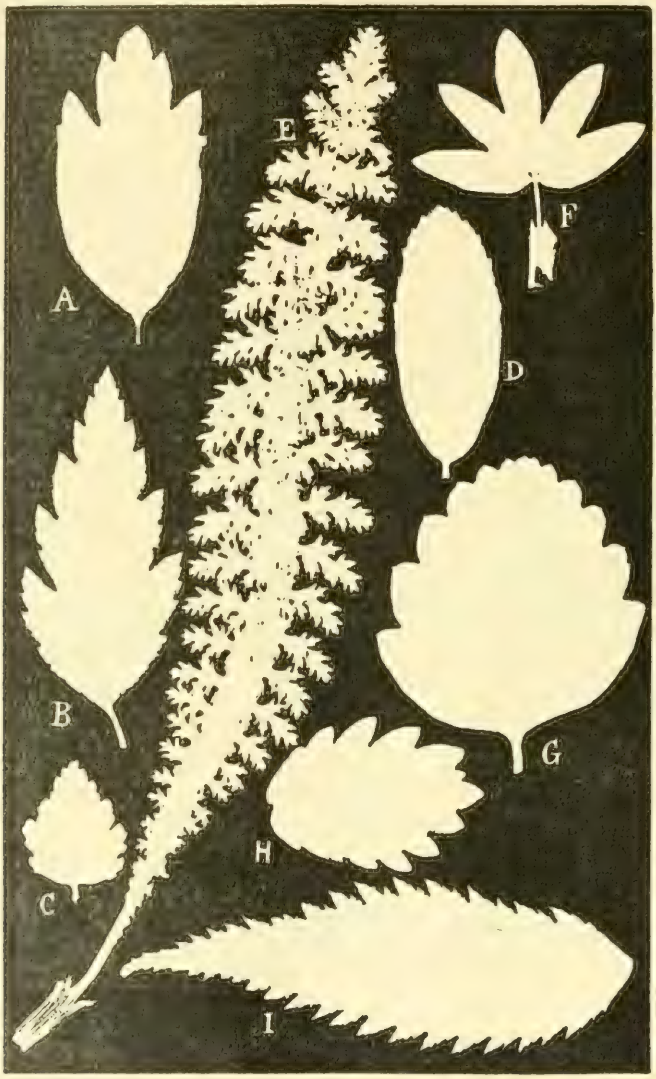


Fig. 53. — A. *Spiraea chamaedryfolia.* — B. *Sp. chamaedryfolia ulmifolia.* C. *Sp. bullata.* — D. *Sp. Douglasi.* — E. *Filipendula hexapetala.* (*Sp. Filipendula*). — F. *Potentilla fruticosa.* — G. *Holodiscus discolor* (*Sp. ariaefolia*). — H. *Agrimonia Eupatoria* (segment du premier degré). — I. *Sorbaria sorbifolia* (*Sp. sorbifolia*) (segment du premier degré) $({}^{1}/_{1})$. (Photographies directes de feuilles).

décroissent de taille de la base au sommet de chaque segment : leur formation est acropète. Les plus étendues de ces divisions ont une plus grande surface que les plus petits segments de la base de la feuille : elles naissent avant ceux-ci.

Chez les *Spiraea chamaedryfolia*, *S. chamaedryfolia ulmifolia*, *S. bullata et S. Douglasi* (fig. 52, A, B, C, D), les dents foliaires sont peu accusées; en règle générale, les dents les plus proches du sommet et de la base sont plus petites que celles du milieu de la feuille : généralement aussi leur formation est du type divergent. Mais la variabilité individuelle est assez étendue : l'importance fonctionnelle de ces dents est si faible que la sélection naturelle n'intervient plus guère pour fixer telle ou telle variation. Le développement (II, 24 à 28, et III, 38) reflète le défaut de fixité de la forme : les dents naissent presque en même temps à une époque tardive du développement de la feuille. Il n'est pas rare que les premières dents formées soient celles du sommet ou de la base (II, 24, C, et II, 28) : le type de ramification devient ainsi basipète ou acropète (¹).

L'organogénie de la feuille d'*Holodiscus* (II, 31) montre aussi le parallélisme entre le développement et la forme définitive (fig. 53, G). De même, pour la feuille de *Sorbaria*. Les segments primaires sont graduellement décroissants vers le sommet de la feuille : ils sont acropètes (II, 29); les dents de ces segments sont le plus longues vers le milieu (fig. 53, I) : elles se développent suivant le type divergent (II, 30).

Sur les segments d'*Agrimonia* (fig. 53, H), les dents voisines du sommet sont les plus grandes : elles naissent d'après le mode basi-

---

(¹) Le genre *Spiraea* est, depuis les observations de Trécul (**10**), un exemple classique des différences que montre l'organogénie de la feuille chez des espèces d'un même genre. Mais, depuis lors, ce genre a été complètement démembré : certaines espèces sont devenues des Potentillées; d'autres, des Sanguisorbées; d'autres encore ont été transportées dans des genres voisins de la tribu des Spiréées. Mais le genre *Sambucus* offre d'excellents exemples de variations organogéniques étendues d'une espèce à l'autre.

pète. Mais il n'est pas rare de rencontrer tout à côté du sommet une dent plus petite que les autres : celle-ci se forme tardivement (III, 39).

Chez le *Potentilla fruticosa*, la paire de segments née en dernier lieu (III, 36 et 37) reste plus petite que la première paire (fig. 53, F).

Quelle que soit la famille à laquelle elles appartiennent, les feuilles « palmatinerves » ont les lobes inférieurs plus petits que les supérieurs (*Alchemilla*, *Lupinus*, *Æsculus*, *Hydrocotyle*, *Tropaeolum*, etc.) : leur développement est toujours basipète (I, 16 et 17, II, 18), même chez les *Lupinus* et l'*Hydrocotyle* qui appartiennent à des familles dont tous les autres représentants ont des feuilles à ramification acropète.

Les stipelles de *Phaseolus* et de *Dolichos*, qui sont probablement des folioles réduites, naissent longtemps après les folioles assimilatrices (I, 11).

Comparons maintenant deux plantes voisines (fig. 54), dont l'une a des feuilles profondément découpées, tandis que l'autre a les lobes moins accusés. Si réellement l'ordre de formation des lobes dépend de la taille qu'ils sont destinés à atteindre, il faudra que la ramification débute plus tôt sur la feuille d'*Achillaea* que sur celles de *Ptarmica;* c'est en effet ce qui a lieu. Les figures 40 et 42 de la planche III sont dessinées au même grossissement : on voit qu'à taille égale des jeunes feuilles, la ramification du phyllopode est plus avancée chez l'*Achillaca Tournefortii* (III, 40) que chez le *Ptarmica alpina* (III, 42). La différence est plus manifeste encore lorsqu'on compare *Achillaea Millefolium* et *Ptarmica vulgaris.* La comparaison du *Sambucus nigra* et de sa variété *laciniata* fournit des conclusions analogues.

⁂

Le mode de développement de la feuille est donc déterminé par la forme de la feuille adulte bien plutôt que par la forme ancestrale, ce qui exclut naturellement toute idée de récapitulation. Il y a pourtant quelques *exceptions à cette règle.*

Dans la généralité des Composées et particulièrement chez les

Achillaea, les feuilles ont les plus grands lobes dans leur portion moyenne, et le développement est divergent. Mais les feuilles de *Ptarmica alpina* (fig. 54, B) ont tous les lobes sensiblement égaux : néanmoins le développement est resté divergent (III, 42). Les feuilles d'*Achillaea Tournefortii* (fig. 54, A) portent près de la base

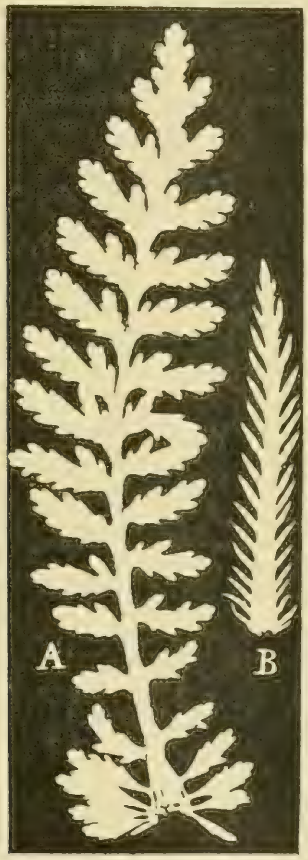


FIG. 54. — A. *Achillaea Tournefortii*. — B. *Ptarmica alpina* (1/1).
(Photographies directes des feuilles).

des segments plus longs que ceux qui se trouvent immédiatement au-dessus d'eux : néanmoins le développement de la feuille est régulièrement divergent (III, 40 et 41) et les segments basilaires, quoique plus grands, se forment après ceux qui sont au-dessus d'eux. Dans ces deux cas, le type de ramification doit être considéré comme une survivance d'espèces chez lesquelles le développement divergent correspondait à la forme des feuilles.

D'après Trécul (**10**), les segments de la feuille de *Podophyllum peltatum* se développent tous en même temps; les segments inférieurs sont pourtant plus petits que les segments supérieurs. Cette plante devrait être réétudiée.

Goebel (**4**, p. 234) signale comme exemple de récapitulation dans l'organogénie, les feuilles peltées d'*Hydrocotyle*, *Umbilicus*, *Tropaeolum*, etc. De ce que, à l'état embryonnaire, les découpures du limbe soient plus prononcées qu'à l'état adulte (I, 14 à 17, II, 18), il déduit que ces plantes répètent une forme ancestrale dont les feuilles étaient plus profondément divisées. Remarquons toutefois que les feuilles peltées commencent par avoir l'épipode nettement lobé, même chez l'*Umbilicus* (**10**) dont les voisins (*Sempervivum*, *Crassula*, *Echeveria*) ont des feuilles entières à tous les moments de leur développement (IV, 63). En outre, les feuilles peltées (excepté *Podophyllum ?*) ont, comme toutes les feuilles palmatinerves, la ramification basipète, même chez l'*Hydrocotyle,* alors que toutes les autres Ombellifères l'ont acropète. La segmentation des feuilles peltées à l'état embryonnaire ne peut donc point être citée comme un exemple probant de récapitulation.

⁂

Étudions maintenant l'organogénie de quelques *feuilles plus spécialisées.*

Il existe, parmi les Légumineuses, de nombreuses espèces qui ont des feuilles incomplètes : chez toutes, le développement est direct et privé de toute trace de récapitulation : les phyllodes d'*Acacia* (I, 8), les feuilles de *Lathyrus Nissolia* (I, 7), de *Lathyrus Aphaca* (I, 6), les feuilles primaires de *Lathyrus tenuifolius* (I, 4), n'ont à aucun moment de leur évolution le moindre vestige de folioles latérales. Le fait est d'autant plus remarquable qu'il existe des folioles sur les feuilles primaires de *Lathyrus Aphaca* (fig. 37) et d'*Acacia*, et sur les feuilles définitives de *L. tenuifolius* (fig. 39). Cette dernière espèce donne, après les feuilles primaires très simples, des feuilles pourvues de quelques vrilles ou folioles; mais les unes et les autres sont privées de stipules, aussi bien à l'état embryonnaire qu'à l'âge adulte (I, 5).

Les vrilles sont considérées par Goebel comme des exemples typiques de récapitulation dans l'organogénie. Parlant des vrilles de *Cobaea scandens* (**4**, p. 431), il dit : « Es haben die Ranken nicht nur den « morphologischen Werth » von Blattheilen, sie sind morphologisch thatsächlich während eines jugendlichen Entwickelungsstadiums nichts anderes als Blattorgane ». En effet, lorsqu'on compare le développement d'une feuille de *Vicia* avec vrille terminale (I, 3) à celui d'une feuille imparipennée de *Cicer* (I, 2), on constate une très grande analogie de forme pendant la jeunesse; mais, à ce stade, les lobes ne sont pas encore différenciés, les uns en folioles, les autres en vrilles, de sorte qu'en réalité on n'assiste pas à la transformation de folioles en vrilles.

Avant les feuilles pourvues d'une vrille, beaucoup de Papilionacées donnent des feuilles terminées par une petite pointe qui est phylogéniquement une foliole réduite (fig. 36 et 41). Le développement de ces feuilles (I, 10 et 13) montre que, dans le jeune âge, le lobe terminal est aussi développé que les lobes latéraux; mais, encore une fois, c'est à une phase où la différenciation n'est pas accomplie. Chez le *Lathyrus hirsutus* (I, 9), on observe parfois que le lobe terminal se développe en une petite foliole, analogue à celle qui existe chez plusieurs *Orobus*.

En résumé, on peut dire que chez ces Papilionacées à feuilles paripennées ou terminées en vrille, les premières phases organogéniques sont les mêmes que celles d'une feuille imparipennée, ce qui est inévitable; mais les différences sont nettes dès le moment où les divers segments se spécialisent.

Les feuilles primaires rubanées de *Sagittaria* et d'*Alisma* qui, phylogéniquement, dérivent des feuilles moyennes, ne ressemblent à celles-ci à aucun moment du développement.

Il existe, dans plusieurs familles, des feuilles dont les bords sont enroulés en dessous : *Calluna*, *Erica*, *Andromeda*, *Empetrum*, *Oxycoccos*, etc. Cette disposition existe toujours depuis la jeunesse de la feuille (II, 21).

Les feuilles charnues de *Sempervivum* (IV, 63), de *Sedum*, de *Mesembryanthemum* (voir Goebel, **5**) se développent directement sans aucun rappel ancestral.

Beaucoup de Graminées des dunes : *Agropyrum*, *Ammophila*, (III, 55), ont des côtes longitudinales sur la face supérieure de la feuille : elles existent dès le jeune âge.

Les feuilles de l'*Eucalyptus Globulus* adulte ne diffèrent pas seulement des feuilles primaires par leur disposition alterne, mais encore par leur structure (voir plus loin) et par leur forme : elles ont un long pétiole et sont falciformes. Dans le jeune âge, elles sont symétriques (III, 52) et ressemblent aux feuilles primaires (III, 53); bientôt leur pétiole s'allonge, et il se produit une aile membraneuse sur sa face externe. L'organogénie des feuilles d'*Eucalyptus* montre donc nettement de la récapitulation dans leur disposition et leur forme.

3. Structure des feuilles.

A. Parenchyme. — La grande majorité des feuilles ont le parenchyme disposé d'une façon identique : du tissu palissadique à la face supérieure, du tissu lacuneux à la face inférieure. Mais il existe d'assez nombreuses feuilles à structure aberrante, parmi lesquelles les feuilles *équifaciales* (1) qui ont le parenchyme disposé de la même façon sur les deux faces. Il n'est pas douteux que phylogéniquement ces feuilles proviennent de types à structure normale. Nous avons étudié le développement des feuilles de *Fabricia laevigata*, *Eucalyptus Globulus* (feuilles falciformes), *Honckeneya peploides*, *Scorpiurus muricatus*, *Eryngium maritimum* et *Halimus portulacoides* : du méristème primitif dérive directement le parenchyme à structure équifaciale sans jamais passer par un stade ancestral.

---

(1) La dénomination « équifaciale » nous paraît convenir à cette structure mieux que les termes « centrique » ou « isolatérale », qui ont été employés jusqu'ici.

Les feuilles de *Lotus corniculatus crassifolius* ont une structure presque équifaciale : le tissu lacuneux est dense et diffère peu du tissu palissadique; l'organogénie de ces feuilles montre qu'à un stade peu avancé, la différence entre le tissu lacuneux et le tissu palissadique est plus marquée qu'à l'état adulte. Les individus qui croissent dans les fonds humides des dunes, ont à la face inférieure de leurs feuilles, à peine épaissies, un parenchyme lacuneux très nettement distinct du tissu palissadique. Il nous paraît très probable que la structure presque équifaciale des individus qui vivent sur les flancs arides des dunes, est due à l'adaptation individuelle : les jeunes feuilles protégées par leurs aînées ont la structure ordinaire des organes foliaires; mais dès qu'elles sont soumises à la transpiration, leur évolution s'accomplit différemment et elles acquièrent une structure mieux adaptée à leurs nouvelles conditions d'existence.

La feuille d'*Iris setosa, I. florentina*, etc., et de *Narthecium ossifragum* doit être considérée phylogéniquement comme le produit de la soudure des deux moitiés de la feuille par leur face supérieure. L'évolution de ces feuilles est tout à fait directe et l'organogénie ne présente pas le moindre vestige de la phylogénie.

Certains *Alstroemeria*, le *Brachypodium sylvaticum* et l'*Allium ursinum* ont une particularité curieuse : les feuilles sont *tordues* de telle façon que la face inférieure regarde en haut, et la face supérieure, en bas; la disposition du parenchyme vert est telle que le tissu lacuneux se trouve contre la face morphologiquement supérieure (fonctionnellement inférieure) et le tissu palissadique contre la face inférieure (fonctionnellement supérieure); celle-ci porte moins de stomates que la première. Nous avons étudié le développement des feuilles d'*Alstroemeria aurantiaca* : dans le bourgeon, les feuilles sont disposées à la façon ordinaire : la face supérieure concave tournée en dedans, la face inférieure convexe dirigée en dehors. Dès le début de la différenciation du méristème primitif, on voit nettement se former la structure définitive, sans aucun rappel de la structure ancestrale.

B. FAISCEAUX. — La différenciation des faisceaux au sein du méristème progresse généralement dans le même ordre que la ramification de la feuille. Ainsi, les feuilles à ramification divergente d'*Achillaea* ont déjà des vaisseaux dans la région moyenne de la feuille avant d'en avoir à la base ou au sommet : la formation des vaisseaux est donc également *divergente*. Dans d'autres plantes, elle est *convergente* (ce qui n'existe jamais pour la ramification) : dans le phyllopode de la feuille de *Sambucus canadensis*, les premiers vaisseaux apparaissent à la base et ils progressent vers le haut; lorsqu'ils sont arrivés aux deux tiers supérieurs, ils sont rejoints par d'autres vaisseaux dont la formation a débuté au sommet. Nous avons aussi rencontré quelques exemples de formation manifestement *basipète*, surtout dans les feuilles pourvues de stomates aquifères terminaux et dont le faisceau s'étale en éventail au sommet (*Hottonia,* III, 47). Chez le plus grand nombre de plantes, la différenciation des faisceaux est *acropète*, ce qui est sans doute le type primitif. Ce mode de formation existe non seulement dans les feuilles à ramification acropète (*Vicia,* I, 3 ; *Holodiscus*, II, 31), mais encore dans des feuilles dont la croissance et la ramification sont nettement basipètes (*Potamogeton densus*, segments de la feuille de *Sambucus canadensis*).

Nous avons vu plus haut que le type de développement des lobes secondaires est loin d'être toujours le même que celui des lobes primaires. Des différences analogues existent pour la formation des faisceaux. Ainsi, chez le *Sambucus canadensis*, la formation du faisceau, convergente dans le pétiole, est acropète dans les segments de la feuille.

Dans les feuilles alternes d'*Eucalyptus Globulus* et d'*E. Raveretiana*, la nervure principale et les deux nervures marginales sont acropètes. Mais entre celles-ci naissent de petites nervures qui les font communiquer; leur formation débute au sommet de la feuille et non à la base. En même temps que se produisent les petites nervures de communication, il se forme encore au sommet de la feuille des glandes internes à contenu huileux, qui progressent comme les nervures du sommet vers la base. Chez ces *Eucalyptus*, la feuille est donc d'abord acropète, mais sa spécialisation définitive est basipète (¹). Ce sont les parties distales qui émergent *d'abord* du bourgeon en voie de développement ; elles sont exposées les premières à la transpiration, et c'est là que se forment les premières glandes à huile volatile. Ceci n'est qu'un cas particulier d'une règle plus générale dont nous avons déjà vu les applications à propos des organes transitoires : les organes se forment dans l'ordre de leur fonctionnement.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Nous n'avons trouvé d'exemple bien net de récapitulation que dans le développement des feuilles alternes et falciformes d'*Eucalyptus Globulus* adulte : les feuilles naissent opposées et symétriques comme celles de la plante jeune. Même ici, la récapitulation est incomplète : l'évolution de la structure interne de ces feuilles est tout à fait directe.

Chez certains *Achillaea* et *Ptarmica*, le type de la ramification de la feuille est le même que celui des espèces voisines, et non pas celui que faisait prévoir la forme de la feuille adulte : ici encore, nous avons probablement affaire à un legs ancestral.

Enfin dans l'organogénie des feuilles de *Lotus corniculatus crassifolius*, il s'agit probablement d'un cas d'adaptation individuelle, plutôt que de récapitulation.

En somme, lorsque l'organogénie de la feuille récapitule la phylogénie (*Eucalyptus*, *Achillaea*, *Ptarmica*), la récapitulation porte sur des caractères provenant d'ascendants très peu éloignés ; nous avons vu qu'il en est de même pour l'ontogénie.

⁂

Dans tous les autres cas que nous avons étudiés, l'organogénie de la feuille est directe : on n'observe pas la formation (même

---

(¹) On sait que la feuille des *Sphagnum* est aussi d'abord acropète, tandis que sa différenciation ultérieure est basipète.

incomplète ou transitoire) d'organes ancestraux, devenus inutiles dans l'espèce considérée. De même que pour l'ontogénie, la sélection naturelle a bientôt éliminé ce qui serait superflu et, partant, nuisible.

Aussi, quand les espèces d'un même genre ont des feuilles différemment formées (*Sambucus*), constate-t-on que l'organogénie reflète nettement ces différences. De même, lorsque dans une même espèce les dents foliaires ont une forme peu constante (*Spiraea ulmifolia, S. Douglasi*, etc.), l'organogénie de la feuille est tout aussi variable. Dans les exemples de feuilles réduites que nous avons étudiés (phyllodes d'*Acacia*, feuilles primaires de *Sagittaria*, de *Lathyrus tenuifolius*, etc.), les feuilles ne possèdent à aucun moment du développement les organes qu'elles ont perdus.

Nous croyons avoir établi que l'organogénie de la feuille se fait d'après les règles suivantes :

1° Les portions qui naissent les premières, fonctionnent les premières : les organes de protection des jeunes feuilles (poils, stipules, etc.) naissent tôt et se développent rapidement; ils tombent dès que leur fonction est accomplie.

2° Des portions qui fonctionnent en même temps, celles qui naissent les premières deviennent les plus grandes : le type de développement est acropète, basipète, divergent, suivant que les lobes les plus grands de la feuille seront à la base, au sommet ou au milieu.

L'ordre de fonctionnement des diverses parties de la feuille serait donc déterminé par leur ordre de formation; la taille relative des portions qui fonctionnent en même temps serait également déterminée par leur ordre de formation.

Il est probable que primitivement toutes les feuilles se ramifiaient suivant le type acropète; des variations individuelles dans le mode de développement ont amené des feuilles à forme aberrante; lorsque cette particularité de forme était avantageuse, le nouveau mode de développement avait grande chance d'être fixé. On peut donc dire que, sous l'influence de la sélection naturelle et de l'hérédité : 1° *les organes qui doivent fonctionner les premiers, naissent les premiers;* 2° *les organes qui doivent fonctionner en même temps, naissent par ordre de taille.*

BIBLIOGRAPHIE

1. F. O. Bower, On the comparative Morphology of the Leaf in the Vascular Cryptogames and Gymnosperms. (*Phil. Trans.*, 1884, Part II, p. 365.)

2. A. W. Eichler, Zur Entwickelungsgeschichte des Blattes. Marburg, Elwert'sche Universitäts Buchhandlung, 1861.

3. A. W. Eichler, Zur Entwickelungsgeschichte der Palmenblätter. (*Abh. d. K. Preuss. Akad. d. Wissensch. zu Berlin*, 1885.)

4. K. Goebel, Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane. (*Schenk's Handbuch der Botanik*, Bd III, I. Hälfte. Breslau, E. Trewendt, 1884.)

5. K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, I. Th. Marburg, Elwert'sche Verlagsbuchhandlung, 1889.

6. M. Potter, The Protection of Buds in the Tropics. (*Journ. Linn. Soc. London*, Vol. XXVIII, 31 Oct. 1891.)

7. P. Groom, On Bud-protection in Dicotyledons. (*Trans. Linn. Soc. London* [*Botany*], Vol. III, Part 8, p. 255.)

8. H. Schenck, Beiträge zur Biologie und Anatomie des Lianen. II. Th. : Anatomie. (*Schimper's Botanische Mittheilungen aus den Tropen*, 5. Heft. Jena, Fischer, 1893.)

9. E. Stahl, Regenfall und Blattgestalt. (*Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg*, vol. XI, 1893.)

10. Trecul, Mémoire sur la formation des feuilles. (*Ann. sciences natur.* [3], t. XX, p. 235.)

TABLE ALPHABÉTIQUE DES GENRES CITES

Les figures dans le texte sont indiquées par un astérisque (*).

Les figures des planches sont indiquées par le numéro de la planche.

Abrus, *278, *281, *283.
Acacia, 294, 297, 298, 304, 306, 320, 321, 326. Pl. I, 8.
Acer, 294.
Achillaea, 312, 313, 318, *319, 324, 325. Pl. III, 40, 41.
Adiantum, 272, 274.
Adlumia, 280.
Ægopodium, 309.
Æsculus, 306, 318.
Agrimonia, *317, Pl. III, 39.
Agropyrum, 322.
Alchemilla, 267, 318.
Alisma, 269, 286, 290, 321.
Allium, 323.
Alstroemeria, 323.
Amaryllis, 259, *261, 264.
Ammophila, 304, 307, 322. Pl. III, 55.
Andromeda, 322.
Anemone, 265.
Anona, 262, *264.
Apium, 272.
Aponogeton, 286, 287.
Araucaria, 263, 268, 304, 305. Pl. III, 56.
Ardisia, 262.
Artanthe, 255.
Aruncus, 306. Pl. II, 23.
Asparagus, 313. Pl. II, 19, 20.
Asplenium, 275.
Astragalus, 261, *274, 275.
Azolla, 286.

Begonia, 255, *275, 276.
Bertholletia, 265, 278.
Beta, 272.
Bidens, 290.
Biota, 296.
Brachypodium, 323.
Brassica, 272.
Bruguiera, 252.

Cabomba, 289.
Caesalpinia, 279, *296, 297.
Cakile, 259.
Calla, 287, *290.
Callitris, 260.
Calluna, 322. Pl. II, 21.
Carduus, *271.
Carmichaëlia, 297.
Carpinus, 295.
Casuarina, 261, *262, 271.
Cedrus, 260.
Centaurea, *272, 274.
Cerastium, 303.
Ceratophyllum, 290, 303, 305, 306, 311. Pl. IV, 61, 62.
Cereus, 293, 294.
Chamaecyparis, 269.

Chara, 279, 286.
Cicer, 277, 282, 304, 309, 312, 321. Pl. I, 2.
Cichorium, 272.
Cirsium, 271.
Citrus, 262, 276, *278, 279.
Clarkia, 260.
Clematis, 261.
Clerodendron, 258.
Clitocybe, 311.
Cobaea, 272, *270, 280, 305, 321.
Colletia, 297.
Convolvulus, 259, *260.
Corydalis, 280.
Crassula, 320.
Cryptomeria, 260, *261.
Cunonia, 303, 307, 308, 309. Pl. III, 43, 44, 45.
Cupressus, 296.
Cuscuta, 265, *266, 280.
Cycas, 263.

Damasonium, 286, 290.
Delphinium, 265, *266, *267.
Dodonaea, 295.
Dolichos, 262, *263, 276, 279, 297, 318.
Doronicum, 267.

Ecballium, 256.
Echeveria, 320.
Echinopsis, 294.
Edwarsia, 262.
Eichhornia, 290.
Embelia, 258.
Empetrum, 322.
Ephedra, 260, *261, 266, 271.
Erica, 322.
Erodium, *258.
Eryngium, *273, 274, 322.
Eucalyptus, 294, 297, 304, 307, 322, 324, 325. Pl. III, 51, 52, 53.
Euphorbia, 294, 302.
Euryale, 255.

Faba, 277, 285.
Fabricia, 322.
Fagus, 261, *262, 278, 279.
Ficus, 294.
Filipendula, 307, *309, 312, 313, 315. Pl. II, 32, 33, 34, 35.
Flagellaria, 280.
Fumaria, 280.

Galium, 295, 310.
Gingko, 263, 278.
Gloriosa, 280.
Gunnera, 255.

Halimus, 322.
Hedera, 269, 280, 294, 297.
Helianthus, 266.
Heracleum, 309.
Hibiscus, 258, *259, 274.
Hippocrepis, *275.
Hippuris, 256, *258, 287.
Holodiscus, 312, 317, 324. Pl. II, 31.
Honckeneya, 259, 271, 322.
Hottonia, 306, *312, 324. Pl. III, 46, 47.
Hydrocotyle, 304, 306, 307, 308, 312, 318, 320. Pl. I, 14, 15, 16, 17.

Ilex, 269, 292.
Iris, *264, 271, 304, 323.

Juglans, 264, 267.
Juniperus, 294, 296.

Lactuca, 272.
Laminaria, 311.
Larix, 296.
Laserpitium, *273, 274.
Lasiopetalum, 295.
Lathyrus, 262, 268, 270, 277, *278, 280, *281, *282, *283, *284, 285, 297, 298, 304, 307, 309, 310, 320, 321, 326. Pl. I, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 13.

Lecythis, 265, 278.
Lemna, 286.
Lepidium, 267, *273, 274.
Lotus, 259, 323, 325.
Lupinus, 318.

Medicago, 275.
Melilotus, 275.
Mercuryalis, 265.
Mesembrianthemum, *259, 322.
Morus, 294.
Muehlenbeckia, 294.
Myriophyllum, 290, 306.

Narthecium, 323.
Nelumbium, 252, 253, 255, 262, *289, 290.
Nepenthes, 280.
Nuphar, 287, 290.
Nymphaea, 254, 255, 262, 278, 286, 287, *288, *289, 290, 299.

Oenothera, 260.
Ononis, 275, 276.
Opuntia, 302.
Ornithopus, *274, 275.
Orobanche, 265.
Orobus, 270, 285, 321.
Oxycoccos, 322.

Petroselinum, 272.
Phaseolus, 262, 265, 309, 312, 318. Pl. I, 11.
Phyllanthus, 314.
Phyllocactus, 292, 293, 302, 314. Pl. IV, 68 à 73.
Pinus, 260, 296.
Piper, 255.
Pistia, 286.
Pisum, 277.
Plantago, *257, 265, 295, 296.
Podophyllum, 320.
Polygala, 262.
Potamogeton, 271, *286, 287, 304, 324. Pl. III,54.
Potentilla, 307, *312, 318, Pl. III, 36, 37.
Ptarmica, 304, 312, 318, *319, 325. Pl. III, 42.
Pteris, 272.
Pterocarya, 264, 267.

Quercus, 278.

Ranunculus, 256, 268, 269, *291, 294, 297, 309, 311, 312. Pl. IV, 59, 60.
Retinispora, 269.
Rhamnus, 265.
Rhipsalis, 292, 294.
Rivina, 258.
Rosa, 268, 307, 309, 312. Pl. II, 22.

Sagittaria, 253, *254, 258, 268, 286, 287, 290, 321, 326.
Salicornia, 259, *260.
Salsola, 259.
Salvinia, 286.
Sambucus, 303, 307, 310, 312, 313, 315, 317, 318, 324, 326. Pl. III, 48, 49, 50.
Scorpiurus, 271, 322.
Sedum, 322.
Sempervivum, 259, 305, 320, 322. Pl. IV, 63.
Serratula, 270.
Sherardia, 295, 310. Pl. I, 1.
Sicyos, 256, 280. Pl. IV, 64 à 67.
Silybum, 271.
Smilax, 263, *278.
Sorbaria, 307, 309, 312, 313, 317. Pl. II, 29, 30.
Sphagnum, 325.
Spiraea, 304, 307, 313, 317, 326. Pl. II, 24, 25, 26, 27, 28. Pl. III, 38.
Stratiotes, 302.
Suaeda, 259.

Swainsonia, 307, 309, 312. Pl. I, 12.
Symphoricarpus, 294.
Taxus, 260.
Thalictrum, 276.
Thuya, 260, 269, 296.
Trianaea, 286.
Trichosanthes, 262.
Trifolium, 275, 297.
Triglochin, 286, *287, 290.
Trigonella, *275, 297.
Tropaeolum, 262, 279, 280, 294, *295, 298, 307, 310, 312, 318, 320. Pl. II, 18.

Ulex, 297.
Umbilicus, 320.
Utricularia, 253, 311. Pl. IV, 57, 58.
Vallisneria, 269.
Veronica, *271.
Vicia, 253, 262, 277, 280, *281, 282, *285, 297, 298, 304, 309, 312, 321, 324. Pl. I, 3.
Victoria, 255, 287, 290.
Viminaria, 297.

Xylophylla, 314.

Zannichellia, 286.
Zea, 272.
Zylla, 297.

EXPLICATION DES PLANCHES

Les signes ont la même valeur dans toutes les figures, sauf dans 43 à 45.

A, B, C... = feuilles successives, lorsqu'elles sont alternes; ou paires successives de feuilles, lorsqu'elles sont opposées; ou verticilles successifs.
a, b, c... = lobes du premier degré.
α, β, γ... = lobes du deuxième degré.
a.s., b.s., c.s, = stipules de feuilles successives.

A moins d'indications contraires, toutes les figures de points végétatifs et de feuilles sont vues de profil.

Dans tous les dessins, les poils qui recouvrent les jeunes feuilles ont été supprimés, pour ne pas compliquer les figures.

PLANCHE I

1. Point végétatif de *Sherardia arvensis* vu par dessus. C, bourrelet voisin du point végétatif, sans aucune différenciation. B, bourrelet plus âgé avec des éminences correspondant aux feuilles et aux stipules. A, un verticille de feuilles et de stipules (${}^{250}/_{1}$).

2. Point végétatif de *Cicer arietinum*. La feuille C, qui ne présente pas encore de rudiments de folioles, possède déjà une stipule (c. s.) (${}^{137}/_{1}$).

3. Point végétatif de *Vicia varia*. La feuille C, qui ne présente pas encore de rudiments de folioles, possède déjà une stipule (c. s.) (${}^{137}/_{1}$).

4. Point végétatif de plantule de *Lathyrus tenuifolius*. Il ne se forme ni folioles ni stipules. Les feuilles C et D ont un bourgeon axillaire (${}^{58}/_{1}$).

5. Point végétatif d'une plantule un peu plus âgée de *Lathyrus tenuifolius*. Les feuilles A et B montrent une paire d'éminences (folioles ou vrilles) (${}^{58}/_{1}$).

6. Point végétatif de *Lathyrus Aphaca*. Pas de rudiments de folioles. Il y a un bourgeon à l'aisselle des feuilles A et B (${}^{137}/_{1}$).

7. Point végétatif de *Lathyrus Nissolia*. Les stipules, qui restent petites, se forment tardivement (${}^{196}/_{1}$).

8. Point végétatif d'*Acacia celastrifolia*. (Le contour seul des stipules anté-

rieures est indiqué pour les feuilles A, B et C.) Pas de rudiments de folioles ($^{137}/_{1}$).

9. Point végétatif de *Lathyrus hirsutus.* La foliole terminale (A) et la stipule (a. s.), accidentellement déjetée vers le dehors, sont planes et minces; la foliole latérale (a) a les bords recourbés vers la face postérieure. La foliole latérale (b) de la feuille plus jeune, se forme partiellement sur l'hypopode ($^{137}/_{1}$).

10. Point végétatif de *Lathyrus tingitanus.* Les stipules se forment très tôt; puis elles restent stationnaires (b. s.); enfin, elles prennent un grand développement (a. s.). Les folioles latérales se forment partiellement sur l'hypopode (b) ($^{74}/_{1}$).

11. Point végétatif de *Phaseolus multiflorus.* (Les stipules postérieures ne sont pas figurées; le contour seul des stipules antérieures est indiqué.) A la base de la foliole latérale (a) se forment les stipelles. Les feuilles A à D portent un bourgeon axillaire ($^{74}/_{1}$).

12. Point végétatif de *Swainsonia coronillaefolia.* (Les stipules postérieures ne sont pas figurées; le contour seul des stipules antérieures est indiqué.) Les folioles latérales se différencient très tardivement ($^{112}/_{1}$).

13. Point végétatif de *Lathyrus pratensis.* Les feuilles A et B portent un bourgeon axillaire ($^{58}/_{1}$).

14. Point végétatif d'*Hydrocotyle vulgaris.* Les stipules (a. s.) de la feuille A, qui recouvrent tout le point végétatif, sont vues en coupe optique; la ligne pointillée indique leur attache sur la tige. Les stipules de la feuille B commencent à se différencier sous forme d'un bourrelet annulaire ($^{58}/_{1}$).

15. Point végétatif plus avancé d'*Hydrocotyle.* Les stipules des feuilles A et B sont vues en coupe optique. Leur attache sur la tige est indiquée par des lignes pointillées. La feuille B n'a encore aucune ramification de l'épipode. La ligne pointillée dans l'épipode de la feuille A indique la face supérieure concave du limbe ($^{58}/_{1}$).

16. La feuille A de la figure précédente, privée de ses stipules, étalée et vue par sa face supérieure ($^{58}/_{1}$).

17. Feuille plus avancée d'*Hydrocotyle,* privée de ses stipules, étalée et vue par la face supérieure. La forme peltée est devenue manifeste. Les nervures s'étalent au sommet des segments. On voit aussi les faisceaux dans le mésopode ($^{58}/_{1}$).

PLANCHE II

18. Point végétatif de plantule de *Tropaeolum majus.* La feuille A est celle qui suit immédiatement la première paire de feuilles opposées; elle n'a pas de traces de stipules ($^{58}/_{1}$).

19. Point végétatif d'*Asparagus plumosus.* Les bourgeons axillaires des

feuilles A et B présentent déjà des ramifications; celui de la feuille C est encore simple ($^{310}/_{1}$).

20. Feuille (f) d'*Asparagus plumosus* avec un bourgeon axillaire plus développé, vus par dessus : 1 = axe du bourgeon; 2 ... 6, 2' ... 6' = rameaux latéraux; les plus petits (6 et 6') sont à la base ($^{58}/_{1}$).

21. Jeune feuille de *Calluna vulgaris* avec une paire de feuilles plus jeunes et le point végétatif. La feuille est vue par sa face inférieure ($^{74}/_{1}$).

22. Point végétatif de *Rosa rugosa*. La feuille A porte quatre paires de folioles à formation basipète. Les rudiments de stipules se voient à peine ($^{137}/_{1}$).

23. Point végétatif d'*Aruncus sylvester*. La feuille A porte deux paires de ramifications acropètes et n'a pas encore de rudiments de stipules ($^{137}/_{1}$).

24. Point végétatif de *Spiræa Douglassi*. La ramification des feuilles A et D est divergente; celle de la feuille C est basipète ($^{137}/_{1}$).

25 et 26. Jeunes feuilles de *Spiraea chamaedryfolia* à deux états de développement. La ramification est divergente ($^{137}/_{1}$).

27 et 28. Jeunes feuilles de *Spiraea chamaedryfolia ulmifolia*. La ramification du premier et celle du deuxième degré sont acropètes ($^{58}/_{1}$).

29. Point végétatif de *Sorbaria sorbifolia*. (La stipule antérieure de la feuille A est enlevée.) La ramification du premier degré est acropète. Les stipules se ramifient aussi; leur ramification est basipète. La feuille C a déjà des rudiments de stipules, mais pas encore de traces de folioles ($^{74}/_{1}$).

30. Segment du premier degré d'une feuille de *Sorbaria sorbifolia*. La ramification du deuxième degré est divergente ($^{58}/_{1}$).

31. Point végétatif de *Holodiscus discolor*. La ramification est acropète. La feuille est fortement plissée ($^{112}/_{1}$).

32. Point végétatif de *Filipendula hexapetala*. La ramification du premier degré est divergente. La feuille A a ses stipules; la feuille B possède déjà la ramification de l'épipède, mais pas de traces de stipules ($^{112}/_{1}$).

33. Portion inférieure d'une feuille de *Filipendula hexapetala*, vue par sa face supérieure. En dedans des rangées de segments du premier degré, il se forme deux nouvelles rangées. La ramification du deuxième degré est acropète. La ramification des stipules est basipète ($^{112}/_{1}$).

34. Point végétatif de *Filipendula Ulmaria* vu par dessus. La feuille A n'a pas encore de stipules ($^{137}/_{1}$).

35. Feuille de *Filipendula Ulmaria*, avec les stipules (st.) formées ($^{137}/_{1}$).

PLANCHE III

36. Point végétatif de *Potentilla fruticosa*. La feuille A porte une paire de segments latéraux et deux stipules ($^{137}/_{1}$).

37. Feuille de *Potentilla fruticosa*, plus avancée que la feuille A, de la figure

précédente, vue par sa face supérieure. Elle a formé deux nouveaux segments en dedans des premiers (${}^{137}/_{1}$).

38. Feuille de *Spiraea bullata*, à ramification acropète (${}^{74}/_{1}$).

39. Segment de premier ordre d'*Agrimonia Eupatoria*. La ramification du deuxième degré est basipète. Une dent tardive naît entre la dent latérale supérieure et la dent terminale (${}^{74}/_{1}$).

40. Point végétatif d'*Achillaea Tourneforti*. La ramification du premier degré est divergente (${}^{74}/_{1}$).

41. Portion de la base d'une feuille d'*Achillaea Tourneforti*. La ramification du deuxième degré est divergente (${}^{112}/_{1}$).

42. Point végétatif de *Ptarmica alpina*. La ramification est divergente. La feuille B, plus longue que la feuille A de la figure 40, est moins avancée en ramification (${}^{74}/_{1}$).

43. Point végétatif de *Cunonia capensis* traité par l'éther après l'ablation de la stipule antérieure. Les jeunes feuilles (B) ainsi que la partie avoisinante de leurs stipules (A) sont couvertes de glandes. Au centre se trouvent deux jeunes stipules (C) (${}^{2}/_{1}$).

44. Point végétatif de *Cunonia capensis* avec des feuilles plus jeunes que les feuilles B de la figure 43; elles n'ont encore qu'une paire de segments latéraux; leurs stipules ont été enlevées. Les stipules C ne recouvrent pas encore leurs feuilles D (${}^{74}/_{1}$).

45. Point végétatif de *Cunonia capensis* avec des feuilles encore plus jeunes que celles (B) de la figure 44. Les stipules C sont rudimentaires. Il n'y a pas encore de trace des phyllopodes dont dépendent les stipules C. Les stipules de la feuille B ont été enlevées; la ligne pointillée indique leur attache (${}^{74}/_{1}$).

46 et 47. Feuilles de *Hottonia palustris* à deux stades de développement. La ramification est basipète. Les segments les plus âgés portent des cellules terminales à contenu brun. Les faisceaux sont basipètes (${}^{74}/_{1}$).

48. Feuille de *Sambucus Ebulus*, vue de dessus. La ramification est acropète (${}^{87}/_{1}$).

49. Point végétatif de *Sambucus nigra*. La ramification est basipète (${}^{74}/_{1}$).

50. Feuilles de *Sambucus nigra laciniata*. La ramification du premier degré est basipète. La ramification du deuxième degré (sur le segment terminal) est acropète (${}^{58}/_{1}$).

51. Extrémité d'un rameau à feuilles alternes et falciformes d'*Eucalyptus Globulus*. Les feuilles les plus jeunes sont opposées. Les feuilles d'une même paire sont indiquées par la même lettre. L'une des feuilles B porte un bourgeon axillaire à feuilles encore opposées. Les bourgeons axillaires des feuilles A sont coupés (${}^{4}/_{1}$).

52. Point végétatif d'un rameau à feuilles alternes et falciformes d'*Eucalyptus Globulus*. Les feuilles sont placées sensiblement au même niveau; leur pétiole

s'allonge hâtivement et est ailé sur le dos. Cette aile se voit de face sur l'une des feuilles B ($^{74}/_{1}$).

53. Point végétatif d'un rameau à feuilles opposées d'*Eucalyptus Globulus* ($^{74}/_{1}$).

54. Point végétatif de *Potamogeton densus*. Les feuilles sont alternes ($^{250}/_{1}$).

55. Point végétatif d'*Ammophila arenaria*. La feuille A est étalée; le point végétatif et les feuilles C, D, E sont vus par transparence au travers de la feuille B. Celle-ci présente déjà les rudiments des plis longitudinaux de la face supérieure ($^{58}/_{1}$).

56. Point végétatif d'*Araucaria excelsa* ($^{112}/_{1}$).

PLANCHE IV.

57. Point végétatif d'*Utricularia vulgaris*. Les feuilles A à D se ramifient par dichotomie ($^{250}/_{1}$).

58. Portion de feuille d'*Utricularia vulgaris* (vue de face) avec une jeune utricule. La ramification des segments est basipète ($^{74}/_{1}$).

59 et 60. Jeunes feuilles de *Ranunculus aquatilis*. Les segments latéraux (nés par ramification latérale) se ramifient par dichotomie.

La feuille la plus âgée (60) a les rudiments de stipules (st.) ($^{250}/^{1}$).

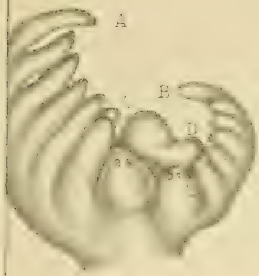
61. Point végétatif de *Ceratophyllum demersum*. Les feuilles les plus jeunes (verticilles G, F, E) ne sont pas divisées. Les feuilles des verticilles D et C présentent la première dichotomie. Les feuilles plus âgées (B et A) sont deux fois dichotomisées. A droite et en bas, un bourgeon ($^{170}/_{1}$).

62. Jeune feuille de *Ceratophyllum demersum* vue par dessus. Chacun des quatre segments est terminé par un groupe de cellules à contenu huileux et tannifère. Les cellules distales sont déjà vidées ($^{74}/_{1}$).

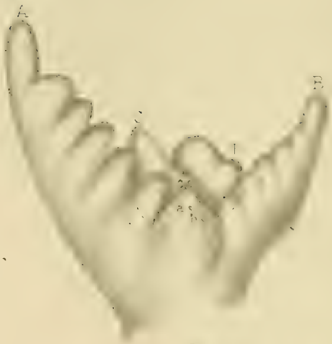
63. Coupe longitudinale d'un point végétatif de *Sempervivum arachnoideum*. Les feuilles A, B et C ont les cellules mucilagineuses différenciées ($^{58}/_{1}$).

64 à 67. Coupes transversales de la tige d'une plantule de *Sicyos angulatus*. — 64, 2e entrenœud. — 65, 3e entrenœud. — 66, 4e entrenœud. — 67, 5e entrenœud; ce dernier est très jeune ($^{18}/_{1}$).

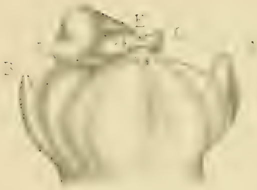
68 à 73. Rameaux de *Phyllocactus crenatus*. Les figures 68 et 70 donnent des coupes transversales des rameaux à diverses hauteurs ($^{1}/_{2}$).



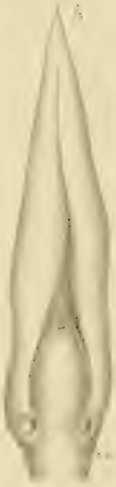
2



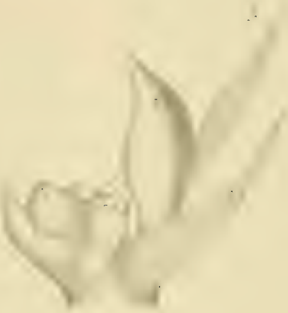
3



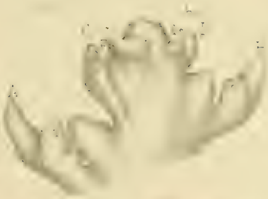
6



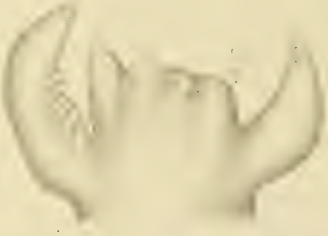
7



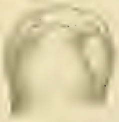
9



11

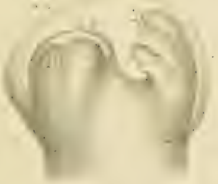


12

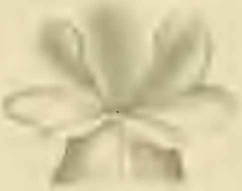


14

16

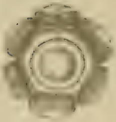


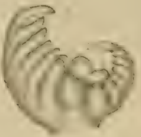
15.

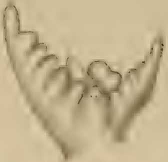


17

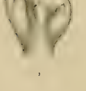
A. Hacha, Lith.

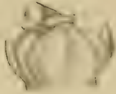

1

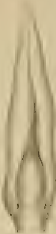

2

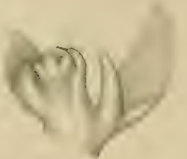

3

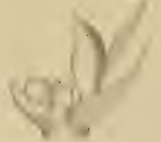
4

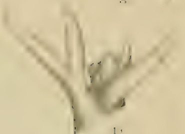

5

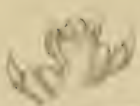

6

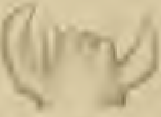

7

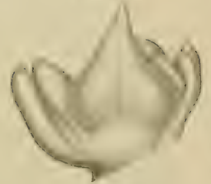

8

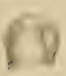

9

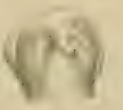

10


11


12


13


14

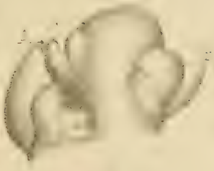

15

16

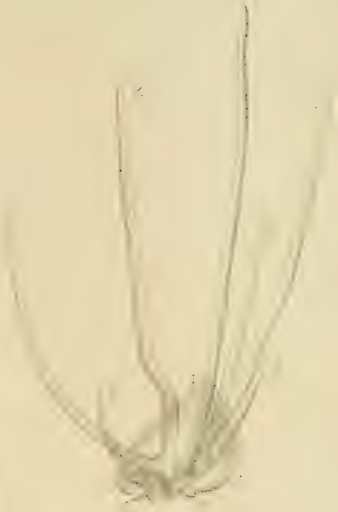
17

J. M. ad nat. del.

A. Hache lith.

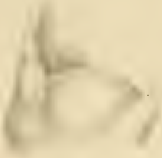


19

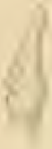


20.

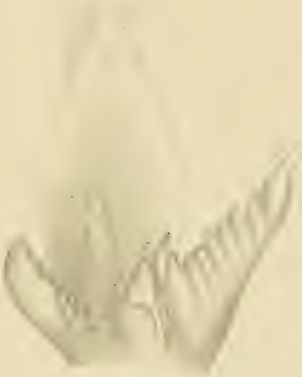
2.



23.

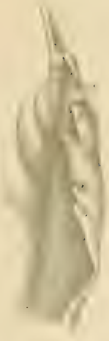


27

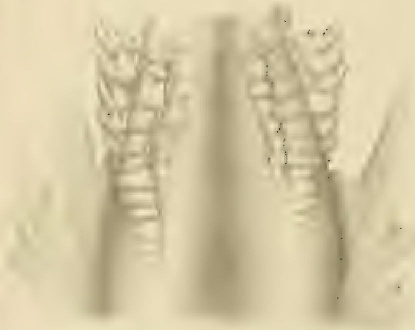


29

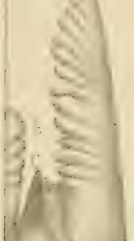
30.



28.

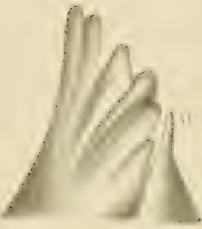


33.



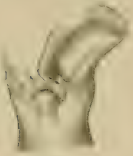
32.

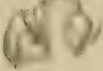
34.

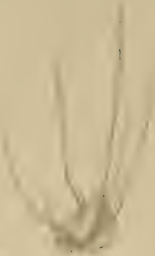


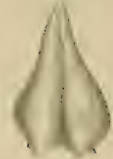
35.

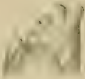
A Hache lith.

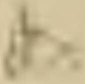

18


19


20


21


22

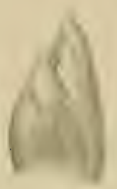

23

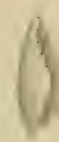
25

27

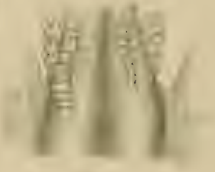
29

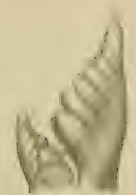
30

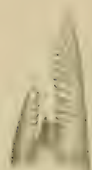

24

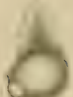

26

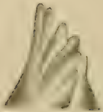
28


33


31

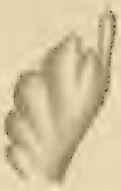

32


34

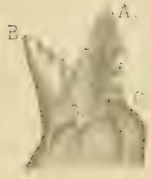

35.

J. M. ad nat. del.

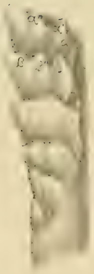
A. Hache lith.



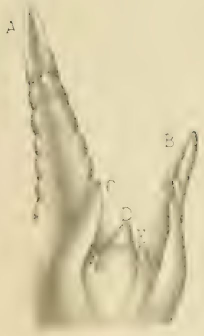
39



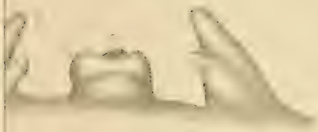
40



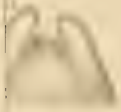
41.



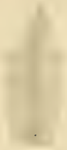
42.



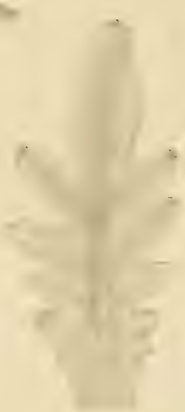
44.



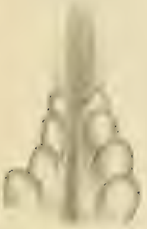
45



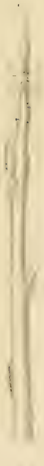
46



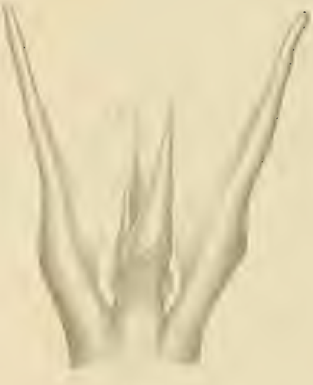
47



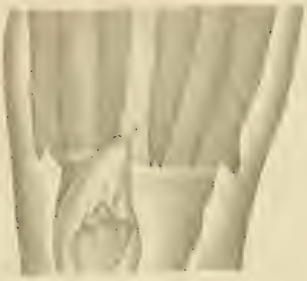
48



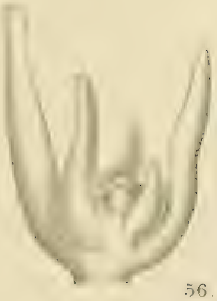
51



52.



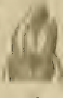
55



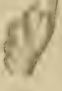
56.

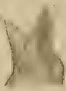
A. Hacha, lith.

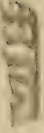
36

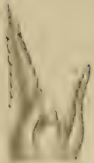

37

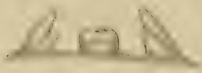
38


39

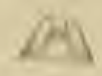

40

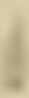

41


42


44

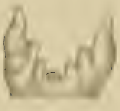
43

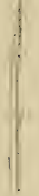

45

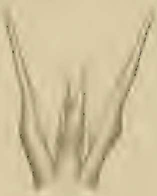

46

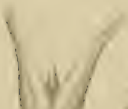
47

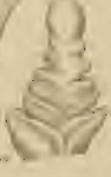
48

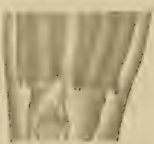


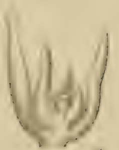






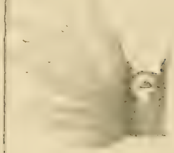




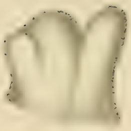

56

J. M. ad nat. del.

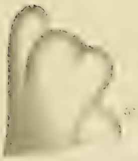
A. Hacha lith.



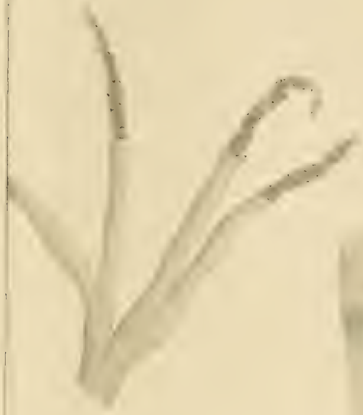
58



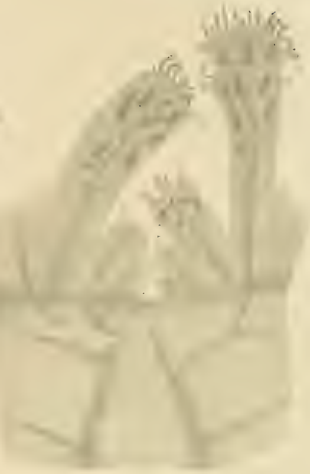
59.



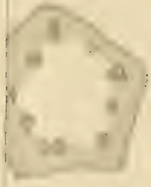
60



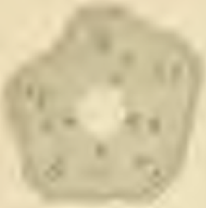
62



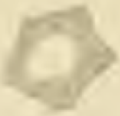
63



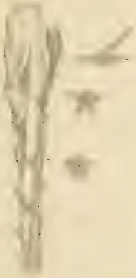
65



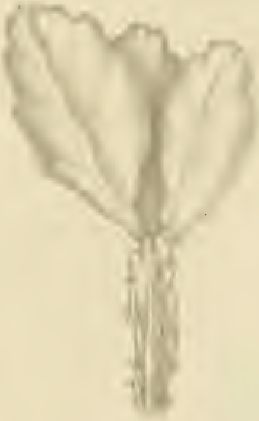
66.



67



70

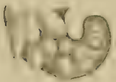


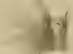
73

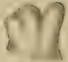
71

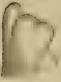
72

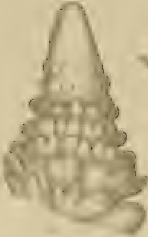
A. Hacha. lith.

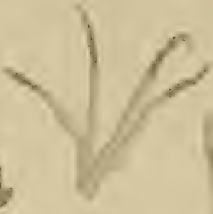


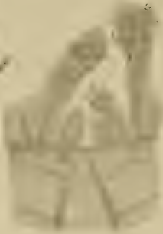


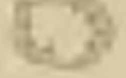


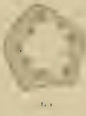


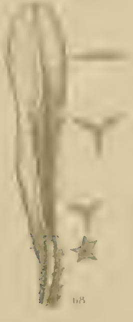




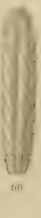




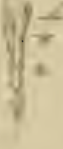


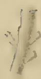


68

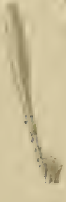


69

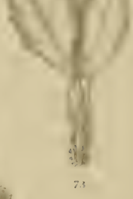




71



72



73

J. M. ad nat. del. A. Haka lith.

SUR LA MORPHOLOGIE DU BOURGEON

I. — LA DIFFÉRENCIATION RAMÉALE CHEZ LES LIANES

par JEAN MASSART.

Cette note a paru dans les *Annales du Jardin botanique de Buitenzorg,* vol. XIII, 1895.

Le présent résumé a été fait par l'auteur.

Beaucoup de lianes ont, à l'état adulte, des rameaux de deux sortes. Les sarments sont très longs et souvent dépourvus de feuilles vertes; ils ont pour fonction d'aller chercher au loin de nouveaux supports. Les ramilles, généralement raccourcies, naissent sur les sarments; elles portent les feuilles et les fleurs.

Les organes d'attache sont, chez les plantes volubles, les sarments eux-mêmes. Ailleurs, ils sont presque toujours sur les ramilles; chez les *Willughbeia* et les *Ancistrocladus,* dont les sarments ont une structure sympodiale, les organes de préhension terminent chacun des articles du sympode.

Dans les cas où la différenciation raméale est le plus accusée, chaque bourgeon a une prédestination immuable. Le plus souvent, chaque feuille du sarment porte à son aisselle plusieurs bourgeons sériés; celui qui se développe le premier forme une ramille. Chez d'autres plantes, les bourgeons qui donnent les sarments et ceux qui donnent les ramilles occupent l'aisselle de feuilles distinctes.

SUR

DES FLEURS BICALCARÉES

DE

CORYDALIS SOLIDA

PAR

JEAN MASSART (¹)

Il existe peu de familles végétales aussi intéressantes que celle des Fumariacées. Nulle part, peut-être, on n'observe dans un groupe aussi restreint, des variations aussi étendues. Les anomalies les plus singulières se présentent au sein d'un même genre : ainsi, Hegelmaier (1) a montré que l'embryon de *Corydalis cava*, contrairement à ce qui a lieu chez l'immense majorité des Angiospermes, est dépourvu de suspenseur : cette même espèce ne possède, d'après Irmisch (2), qu'un seul cotylédon qui reste hypogé, tandis que le *C. lutea* présente, d'après Sir John Lubbock (3), les deux cotylédons épigés habituels. Irmisch a montré aussi que le tubercule des *Corydalis* n'a pas partout la même valeur morphologique : celui du *C. cava* est formé par la tige, celui du *C. solida* est une racine. Ajoutons encore que chez plusieurs Fumariacées (par exemple *Dicentra formosa* et *Adlumia fungosa*), la corolle est nettement gamopétale.

Il n'est pas douteux que les Fumariacées sont très voisines des

---

(¹) Cette note a paru dans les *Bulletins de la Société belge de Microscopie,* 1898.

Papavéracées. Le genre *Hypecoum* établit la transition entre les deux groupes. Chez l'*Adlumia* et les *Dicentra* les deux pétales du verticille externe, placés à droite et à gauche du plan antéro-postérieur, portent chacun un éperon généralement court. Les fleurs de *Corydalis* et de *Fumaria* n'ont qu'un éperon : un seul des deux pétales externes se prolonge en dessous de son point d'insertion. La corolle devient donc zygomorphe, mais comme l'éperon est latéral, le plan de symétrie de la fleur est, non pas antéro-postérieur, mais transversal. Or, pour que les insectes puissent se poser facilement sur la fleur, quand ils viennent chercher le nectar accumulé au fond de l'éperon, il faut que le plan de symétrie soit vertical; aussi les fleurs de *Corydalis* et de *Fumaria* effectuent-elles sur leur pédicelle une torsion de 90°.

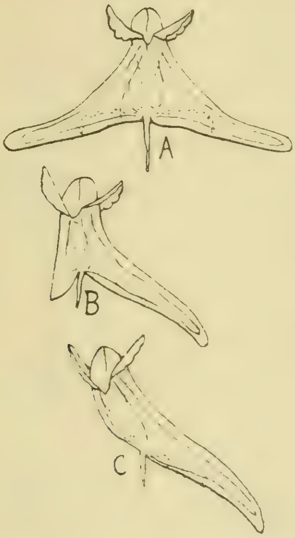
Pendant que le laboratoire ambulant était installé à Samson, en avril 1897, nous avons eu l'occasion de récolter sur les rochers, près de la grotte, trois individus de *Corydalis solida* chez lesquels les pétales externes avaient tous deux éperons (fig. A); les deux éperons avaient exactement la même forme et la même dimension, et ils contenaient du nectar sécrété par des nectaires filiformes (qui sont figurés en pointillé). Les nectaires dépendent de l'étamine médiane de chaque groupe, tout comme chez les *Dicentra*. Non seulement ces fleurs avaient le même diagramme que celles de *Dicentra*, mais de plus étant actinomorphes, elles avaient négligé de tordre leur pédicelle.

Une étude attentive des nombreux *Corydalis solida* de Samson et des environs ne fit plus retrouver un seul échantillon comparable aux premiers; mais bon nombre d'entre eux avaient un second éperon réduit (fig. B). Ceux-ci étaient même plus abondants que les individus dont les fleurs étaient totalement privées de cet appendice (fig. C).

Pendant notre séjour à Samson, M. le professeur L. Errera nous apporta des fleurs de *Corydalis solida* recueillies dans la vallée de la Semois, qui présentaient la même disposition que celle de la figure B.

Il est, du reste, probable que cette anomalie n'est pas rare du tout. Dans la description de la famille des Papavéracées, Prantl et

Kündig (4) disent : « Hier darf nicht unerwähnt bleiben, dass abnormer Weise bei Arten mit zygomorphen Blüthen auch entweder beide Kronenblätter gespornt sein können (beobachtet bei *Corydalis solida*) oder die Spornbildung völlig fehlen kann, so bei *Corydalis sempervirens* und bei *Sarcocapnos enneaphylla,* wo die Missbildung zur Aufstellung des Gattungs Aplectrocapnos Anlass gab. Ob auch die von Franchet for Arten von *Corydalis* neuerdings angegebenen Fälle von 1- und 2 spornigen Blüthen an der gleichen Pflanzen in ähnlicher Weise zu deuten sind, muss einstweilen dahingestellt bleiben. » Voici ce que dit Franchet (5) : « Le genre *Dicentra* ne saurait être maintenu, puisqu'on rencontre des *Corydalis* présentant à la fois des fleurs régulières à deux éperons comme celles des *Dicentra*, et des fleurs irrégulières à un seul pétale éperonné. Le *C. chinensis* Franch. *Plant. David.*, page 38, et une autre espèce encore inédite, envoyée du Tonkin par l'abbé Bon, sont tout particulièrement dans ce cas. »



Ce qui fait l'intérêt des *Corydalis solida* de Samson, c'est que chaque individu porte des fleurs d'*une seule et même forme*, même dans les cas où le second éperon est fortement réduit et où sa taille est encore inférieure à celle de la fleur de la figure B.

Nous nous trouvons donc dans le genre *Corydalis* en présence d'espèces qui sont parvenues à des degrés très divers d'évolution. Tout l'ensemble des Papavéracées et des Fumariacées dérive sans doute d'une plante voisine d'*Hypecoum*. Le phylum qui a donné les Fumariacées a d'abord acquis des fleurs à deux éperons, comme chez *Dicentra*. Plus tard, l'un des deux éperons s'est atrophié et la fleur, devenue zygomorphe à plan de symétrie transversal, a dû se tordre sur son pédicelle. Mais cette disposition, réalisée en son entier chez les *Fumaria* et chez la plupart des *Corydalis*, est encore incomplète chez le *C. ochroleuca* dont les fleurs possèdent d'une façon normale un grand éperon fonctionnel et un petit éperon réduit; enfin, le *C. solida* présente, dans ses divers individus, tous les stades successifs de la réduction, depuis ceux qui ont des fleurs à deux éperons égaux, jusqu'à ceux où il ne reste plus la moindre trace du second éperon.

BIBLIOGRAPHIE

(1) Hegelmaier, Vergleichende Untersuchungen über Entwickelung dikotyledoner Keime. Stuttgart, 1878.

(2) Irmisch, Ueber einige Fumariaceen. (*Abh. d. Naturf. Ges. Halle*, VI, 1862.)

(3) Sir John Lubbock, A contribution to our Knowledge of Seedlings. London, 1892.

(4) Prantl und Kündig, Papaveraceæ, dans *Engler und Prantl's natürlichen Pflanzenfamilien*, III. Teil, 2. Abteilung, p. 134.

(5) Franchet, Plantae Yunnanenses. (*Bull. Soc. bot. France*, XXXIII, p. 391, 1886.)

L'AIMANT AGIT-IL

SUR LE NOYAU EN DIVISION ?

PAR

L. ERRERA (1)

Les phénomènes morphologiques de la division du noyau commencent à être bien connus. Au contraire, les problèmes physiologiques que la caryocinèse soulève ont été jusqu'ici à peine abordés. Quelques indications éparses et très incomplètes sur la durée de la caryocinèse à différentes températures; la fréquence de la fragmentation des noyaux dans des cellules de jeunes Haricots hypertrophiés par une chaleur excessive (Prillieux) (2) ou par décortication (Olivier); l'influence de la gravitation sur la division constatée notamment pour la macrospore de *Marsilia* (Leitgeb, Sadebeck) et l'œuf de la grenouille (Pflüger), mais diversement interprétée (Roux, Born, O. Hertwig); l'absence d'une telle influence pour les œufs de Fougères (Heinricher) et les spores d'*Equisetum* (Stahl); la coïncidence de l'axe de la figure caryocinétique, dans les spores d'*Equisetum* en germination, avec la direction des rayons lumineux incidents (Stahl) : voilà, à ma connaissance, les seuls faits positifs que l'on puisse citer.

On le voit, nous ne savons encore presque rien de l'action de la chaleur, de la lumière, de la gravitation, de l'électricité, du magnétisme, de la composition chimique du milieu, sur la marche de la caryocinèse. Une série d'études intéressantes restent à faire. En un mot, si l'observation nous a révélé beaucoup, nous ignorons encore à peu près tout ce que l'expérimentation doit nous apprendre.

---

(1) Cette note a paru dans le *Compte rendu de la séance du 11 janvier 1890 de la Société royale de botanique de Belgique.* (BULLETIN, t. XXIX, 2e partie, pp. 17-24.)

(2) [PRILLIEUX, *Comptes rendus*, Paris, 17 janvier 1881, et *Annales de la Société des sciences naturelles*, 1881, p. 347.]

Ces considérations m'avaient conduit à entamer, il y a plus de huit ans, l'étude expérimentale de la caryocinèse.

Certaines figures caryocinétiques ont une ressemblance tellement frappante avec les courbes magnétiques, qu'il ne faut pas s'étonner si la plupart des observateurs ont cherché des points de comparaison pour la division du noyau soit dans des phénomènes électriques, soit dans les phénomènes magnétiques proprement dits. Dès 1873, Fol, en décrivant la division des œufs de certaines Hydroméduses (*Geryonia*) (1), signalait l'analogie de la figure radiée avec le groupement de la limaille de fer autour des deux pôles d'un aimant; et la même idée se retrouve bientôt chez Strasburger (2). Peu après, dans son grand ouvrage (3), Fol essaie d'expliquer la division cellulaire par ce qu'il nomme la théorie électrolytique des mouvements protoplasmiques. Flemming (4) a formulé avec réserves une conception magnétique, sur laquelle il est revenu depuis (5), tout en soulignant qu'il ne s'agit là que d'un schéma et non d'une hypothèse sur les forces en jeu. Dans une petite notice parue en 1880 (6), j'avais dit à mon tour : « A certains égards, il y a la même différence entre le noyau au repos avant la division et le noyau en activité pendant la division, qu'entre un barreau de fer doux ordinaire et ce même barreau aimanté ». J'ajouterai que j'étais parvenu, en groupant convenablement des pôles magnétiques, à reproduire avec une grande fidélité, au moyen de limaille de fer, bon nombre de figures de la caryocinèse, (bipartition ordinaire, pluripartition des endospermes, œufs des animaux), au moins en ce qui concerne les fils achromatiques et les rayons protoplasmiques. La comparaison avec un aimant plongé dans de la limaille se trouve aussi développée d'une façon très heureuse par Oscar Hertwig. Afin de montrer comment, tout en attribuant au noyau les forces qui déterminent la caryocinèse et la division cellulaire, il admet néanmoins une coopération du protoplasme, il emploie l'image suivante (1) : « De même que l'aimant est formé de particules régulièrement disposées, sous l'influence desquelles la limaille de fer ordinaire est polarisée à son tour, ainsi, d'après notre hypothèse, le noyau présente un agencement micellaire fixe qui modifie, lors de la division, le groupement assez lâche des micelles du protoplasme. De même que l'aimant est influencé par des masses de fer voisines qui peuvent, comme on sait, le faire dévier de sa direction, ainsi la position du noyau en division est déterminée, comme je crois l'avoir démontré dans un travail antérieur (2), par la distribution des masses protoplasmiques, ses deux centres d'attraction venant toujours à se placer dans la direction de la plus grande accumulation du protoplasme (3) ».

---

(1) FOL, *Jenaische Zeitschrift*, VII, 1873, p. 475.

(2) STRASBURGER, *Zellbildung und Zelltheilung*, 1re éd., 1875, p. 185.

(3) FOL, *Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux*. (MÉM. SOC. PHYS. ET HIST. NAT. GENÈVE, 1879, pp. 264 sqq.)

(4) FLEMMING, *Beitr. z. Kenntn. d. Zelle*, II. (ARCH. F. MIKROSK. ANAT., XVIII, 1880, p. 230.)

(5) FLEMMING, *Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung*, 1882, p. 364.

(6) *Bull. Soc. belge de microscopie*, séance du 29 avril 1880, p. LXXI.

Rappelons, d'un autre côté, que Matteucci (4) a vu des gouttes d'huile d'olive, suspendues dans une solution alcoolique de protochlorure de fer de même densité, exécuter des mouvements prononcés et se ranger suivant des formes constantes, lorsque le vase qui renferme l'émulsion est placé entre les pôles d'un puissant électro-aimant (¹).

---

(1) O. HERTWIG, *Das Problem der Befruchtung und die Isotropie des Eies.* (JENAISCHE ZEITSCHRIFT, XVIII, 1884, p. 42.)

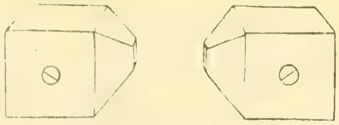
(2) O. HERTWIG, *Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen?* Jéna, 1884.

(3) OBERBECK (*Naturwiss. Rundschau*, 1er mai 1886) a donné des figures qui montrent de quelle façon des masses de fer modifient les courbes d'un champ magnétique.

(4) MATTEUCCI, *Sur les figures d'équilibre et sur les mouvements de certaines masses liquides et gazeuses.* (COMPTES RENDUS, 1853, XXXVI, p. 917, cité dans J. PLATEAU, *Statique*, etc., t. I, 1873, p. 156.)

Il me parut donc intéressant de commencer par des expériences sur l'action du magnétisme. Mes essais devaient s'étendre ensuite à l'influence des autres agents extérieurs ; malheureusement d'autres recherches et des occupations pressantes m'ont fait abandonner cette question. Comme je ne vois pas encore la possibilité de la reprendre dans un avenir prochain, je me décide à publier le résultat de mes expériences sur le magnétisme. Ce résultat, comme on va le voir, a été purement négatif.

Les expériences ont été faites au mois de septembre 1881 au laboratoire du Musée de l'Industrie de Bruxelles, au moyen de l'électro-aimant que le directeur, M. Gauthy, et le chimiste du Musée, feu Léonce Rommelaere, avaient obligeamment mis à ma disposition. Cet électro-aimant, en forme de fer à cheval horizontal, a une longueur totale de 35 centimètres ; l'écartement des axes des deux branches du fer à cheval est de 17 centimètres. Les pôles sont formés par deux masses de fer à peu près cubiques, de 5.5 centimètres de haut sur 6 centimètres de large, prolongées chacune sur sa face interne par une pyramide tronquée de 2.5 centimètres de haut qui se termine par une facette carrée de 2 centimètres de côté (voir la figure). Les deux facettes en regard sont distantes l'une de l'autre de 5 centimètres.



Pôles de l'électro-aimant (¹/₅ grand. nat.).

(¹) [D'après R. Dubois, *Compte rendu de la Société de biologie*, 20 mars 1886, le *Micrococcus prodigiosus* cultivé sur hostie, entre les pôles d'un aimant, se développerait plus ou moins suivant les lignes de force du champ magnétique.]

Le courant était fourni par des piles Bunsen : dans mes expériences, j'ai fait varier le nombre des éléments de 4 à 20.

Pour donner une idée approximative de la force de l'électro-aimant, je dirai qu'avec 4 éléments Bunsen la force portative, mesurée en adaptant un contact aux deux pôles et en y accrochant des poids, atteignait 72 kilogrammes; avec 8 éléments, 100 kilogrammes. Quatre éléments suffisaient pour qu'un fragment de cuivre suspendu entre les deux pôles fût arrêté dans sa rotation. Avec 20 éléments, les phénomènes de diamagnétisme étaient très nets : une forte barre de bismuth se place équatorialement; une baguette de liège, au contraire, se place axialement comme le ferait une aiguille de fer, peut-être à cause des traces de fer que le liège peut renfermer.

J'ai fait des cultures de poils staminaux de *Tradescantia virginica* dans l'eau sucrée, en chambre humide de carton (modèle de Strasburger), d'après la méthode connue [1]. J'ai réussi à conserver ainsi les poils en pleine vie pendant plus de cinq jours et j'ai vu des divisions cellulaires s'y faire plus d'un jour après le début de la culture, ce qui prouve assez qu'ils se trouvaient dans de bonnes conditions. En plaçant de telles cultures dans le champ magnétique, entre les deux pôles de l'électro-aimant, et en les y laissant pendant plusieurs heures consécutives, j'ai pu constater au microscope :

1° Que les courants du protoplasme persistent (tout au plus diminuent-ils un peu de vitesse) [2];

2° Que la division caryocinétique s'effectue d'une manière normale et que la cloison se forme comme d'habitude;

3° Dans l'idée que l'électro-aimant énergique pourrait amener une orientation des particules invisibles du protoplasme ou du noyau, comme pour les gouttelettes d'huile dans l'expérience de Matteucci, et que peut-être cette orientation se traduirait par une action sur la lumière polarisée, j'ai observé aussi entre nicols croisés les poils de *Tradescantia* cultivés dans le champ magnétique : aucun effet ne s'est manifesté quand on ouvrait ou fermait le courant de l'électro-aimant.

---

[1] Axel N. Lundström, *Iakttagelser af celldelning på lefvande material* (Botaniska Notiser, 15 sept. 1879); Strasburger, *Ueber ein zu Demonstrationen geeignetes Zelltheilungsobjekt* (Sitzgsb. d. Jenaischen Ges., 18 juillet 1879.).

[2] [Ewart, *On the Physics and Physiology of protoplasmic Streaming in Plants.*]

En résumé, *dans les conditions où je me suis placé, un électro-aimant puissant n'a pas d'action appréciable sur la caryocinèse dans les poils staminaux du* Tradescantia virginica (¹).

Ce n'est donc point du côté des actions magnétiques qu'il faut, semble-t-il, chercher l'explication des phénomènes compliqués de la caryocinèse. Ceci n'est pas une critique à l'adresse des auteurs cités tantôt. Car, tout en signalant certaines ressemblances, ils se sont bien gardés d'assimiler les phénomènes nucléaires aux actions magnétiques et de les attribuer aux mêmes forces. Mes expériences montrent combien cette réserve était justifiée.

Le magnétisme paraissant ainsi écarté, vers où faut-il désormais tourner les yeux ? Doit-on voir dans la striation radiée du protoplasme l'expression d'un changement physico-chimique qui se propagerait à partir du noyau, comme le voulait Bütschli, et admettre ensuite, avec cet auteur, des variations de la tension superficielle pour rendre compte de l'étranglement et de la division en deux de la masse protoplasmique (²)? La tension superficielle nous permettra-t-elle aussi un jour d'interpréter mécaniquement

---

(¹) Le magnétisme s'est aussi montré sans influence sur la croissance dans les quelques expériences de Ciesielski (*Cohn's Beiträge*, I, 1872, 2, p. 7) et de Reinke (*Bot. Zeit.*, 1876, p. 131). Dans les premières, des graines furent mises en germination au-dessus des pôles d'un petit aimant et les racines se dirigèrent toujours verticalement en bas, indépendamment de la position de l'aimant. Dans les secondes, il s'agissait de déterminer si les variations brusques de la vitesse d'accroissement diminuent lorsqu'on soustrait la plante aux variations d'intensité du magnétisme terrestre. Le résultat fut également négatif.

(²) O. Bütschli, *Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien.* (Abh. Senckenb. Ges., t. X, 1876, pp. 414, 415.)

les changements et les mouvements que présentent les diverses parties du noyau lui-même pendant la caryocinèse (1)? Ou bien y a-t-il lieu de faire intervenir les phénomènes hydrodynamiques si remarquables que Bjerknes nous a fait connaître et qui sont inversement analogues à ceux de l'électricité et du magnétisme (2)? Ce sont là de simples possibilités que j'énumère et non point des hypothèses que j'entends proposer.

Aujourd'hui, comme il y a huit ans (3), la seule conclusion légitime, c'est que nous ne savons encore rien des forces qui interviennent dans la caryocinèse. La simple observation ne saurait suffire à résoudre le problème ; c'est à l'expérimentation à nous éclairer.

---

(1) Mon savant collègue, M. le professeur F. Plateau, à Gand, est arrivé de son côté à des idées analogues à celles de Bütschli et à celles que j'indique ici à titre de possibilité ; je ne puis mieux faire que de rapporter, avec son autorisation, un passage d'une lettre qu'il a bien voulu m'adresser (21 décembre 1886) à la suite de l'envoi de ma note : *Sur une condition fondamentale d'équilibre des cellules vivantes.* (BULL. SOC. BELGE MICR., 30 octobre 1886.) Voici comment il s'exprime : « J'ai dit aux élèves du *cours de zoologie,* comme hypothèse personnelle, que tous les phénomènes de la caryocinèse et des mouvements nucléaires lors de la fécondation de l'œuf sont des phénomènes capillaires et des phénomènes dus à des différences de tension. Ces idées ont été émises par moi pour la première fois dans le cours de 1884. »

(2) Un résumé des travaux de Bjerknes a été publié par BERTIN (*Ann. de chim. et de phys.*, 1882, t. XXV, p. 257).

(3) FLEMMING, *Zellsubstanz,* etc., pp. 357, 364.

RECHERCHES

AU SUJET

DE L'INFLUENCE DE LA TEMPERATURE
SUR LA MARCHE, LA DURÉE ET LA FRÉQUENCE
DE LA
CARYOCINÈSE DANS LE RÈGNE VÉGÉTAL

PAR

É. DE WILDEMAN (¹)

> « Die hohe Abhängigkeit der Entwicklung der Pflanzen von der Temperatur ergibt sich schon aus den in Freien zu gewinnenden Beobachtungen Ziemlich zahlreiche experimentelle Prüfungen haben dann in Näheren festgestellt, dass hinsichtlich der Zuwachsbewegung ein specifisch und auch individuell verschiedenes Minimum, Optimum und Maximum besteht. »
>
> PFEFFER, *Pflanzenphysiologie*,
> Bd II, p. 122.

L'étude de la division nucléaire a été faite avec soin dans ces dernières années, soit sur des matériaux fixés, soit sur des matériaux frais; mais on n'a fait jusqu'ici que fort peu de recherches sur les modifications occasionnées par les agents extérieurs sur la durée, la fréquence ou la marche de la division caryocinétique dans un même type.

Quelques auteurs ont constaté, dans certains cas, l'action de la

---

(¹) Ce travail a paru dans les *Annales de la Société belge de microscopie* (Mémoires), t. XV, 1891.

Les premiers paragraphes avaient fait l'objet d'un mémoire de concours présenté à la Société des sciences médicales et naturelles de Bruxelles en 1890.

gravitation sur la caryocinèse; d'autres auteurs ont prouvé que la division nucléaire n'est pas influencée par la même cause chez quelques organismes végétaux (1).

Si pour l'action de la pesanteur les expérimentateurs arrivent à des résultats positifs ou négatifs, suivant les cellules considérées, pour le magnétisme et l'électricité, le peu d'expériences que nous possédons jusqu'à ce jour sont négatives.

Errera, dans les études qu'il a faites sur ce sujet, a vu les noyaux se comporter normalement, lorsque les cellules étaient cultivées entre les pôles d'un électro-aimant puissant (2).

La lumière, étudiée par quelques auteurs, paraît avoir une influence assez différente, suivant les organismes sur lesquels on la fait agir. Dans un travail publié en 1885, Stahl (3) a fait connaître l'action directrice de la lumière sur le fuseau dans la division du noyau de la spore chez l'*Equisetum*. L'axe de la figure caryocinétique correspond avec la direction du rayon lumineux, et la membrane se forme perpendiculairement à cette direction, revêtant une forme bombée, qu'il a désignée sous le nom de « verre de montre », si la spore est éclairée. L'on obtient ainsi deux cellules, l'une, plus grande, qui donnera naissance au thalle, l'autre qui fournira les rhizoïdes. Si l'éclairage n'est pas suffisant ou bien nul, la cloison formée est plane et partage la spore en deux moitiés égales et semblables (4). Chez le *Pelvetia canaliculata*, Kolderup-Rosenvinge (5) a observé que la première cloison qui apparaît dans l'œuf est également perpendiculaire à la direction des rayons lumineux. Le *Fucus serratus,* que le même auteur a étudié, ne présente plus la même sensibilité : la première cloison qui est formée dans l'œuf s'oriente indifféremment par rapport aux rayons qui le frappent.

---

(1) Voyez le résumé *Schwerkraft und Zelltheilung* (BIOLOGISCHES CENTRALBLATT, 1er janvier 1886, p. 663); et HEINRICHER, *Beeinflusst das Licht die Organanlage am Farnembryo?* (MITTH. BOT. INSTITUT ZU GRAZ, 1882, Heft II.)

(2) L. ERRERA, *L'aimant agit-il sur le noyau en division?* (BULL. SOC. ROY. DE BOT. DE BELG., t. XXIX, 2e partie, pp. 17-24 et page 343 du présent volume.)

(3) STAHL, *Einfluss der Beleuchtungsrichtung auf die Theilung der Equisetumsporen.* (BER. DEUTSCH. BOT. GESELLSCHAFT, 1885, Bd III.)

(4) BUCHTIEN, *Entwicklungsgeschichte des Prothallium von Equisetum.* (BIBLIOTHECA BOTANICA, Heft 8, p. 18, pl. 1, fig. 8.)

(5) KOLDERUP-ROSENVINGE, *Influence des agents extérieurs sur l'organisation polaire et dorsi-ventrale des plantes.* (REV. GÉN. DE BOTAN., 1889, nos 2-6, et 1890, no 18, p. 284.)

Maupas, dans son travail sur l'accroissement et la multiplication des infusoires ciliés (1), trouve que la lumière n'intervient en aucune façon dans le phénomène de la division. Des expériences faites parallèlement à la lumière et à l'obscurité ont donné des résultats absolument comparables.

Les travaux de Famintzin sur l'action de la lumière dans la multiplication cellulaire, ont plutôt une autre portée, que l'on ne peut faire intervenir ici, car l'auteur soumet les algues à un éclairage intense qui ne se réalise presque jamais dans la nature. Les spirogyres, d'ailleurs, ne supportent pas bien un éclairage trop considérable ni une chaleur trop forte.

La composition chimique du milieu n'a pas encore fourni de résultats au sujet de la durée de la division caryocinétique. Cependant W. Migula (2) a observé que dans des cultures de *Spirogyra*, faites dans de l'eau acidulée, soit par l'acide phosphorique à 0.002 °/₀, soit par l'acide citrique à 0.004 °/₀, la division cellulaire est retardée, quoique la croissance en longueur de la cellule se fasse d'une façon très notable. Un total de quatre-vingt-quatre cellules de spirogyre, placées dans une solution à 0.004 °/₀ d'acide citrique, ont donné au bout de huit jours, par division cellulaire, un total de quatre-vingt-quinze cellules; quarante-deux cellules de la même espèce d'algue placées dans de l'eau ordinaire ont fourni au bout du même temps un total de deux cent vingt-sept cellules. Dans la première série d'expériences, à partir du sixième jour, le nombre des cellules ne s'est plus accru, tandis que la longueur cellulaire a augmenté considérablement, les cellules ayant acquis une longueur de 252 μ. Dans le second cas, la longueur a diminué, et de 79 μ que les cellules possédaient au commencement de l'expérience, la longueur est tombée à 73 μ. La longueur totale du filament à la fin de l'expérience a été pour le filament ayant subi l'action des acides de 23.940 μ, pour l'autre de 16.751 μ seulement.

---

(1) Maupas, *Rajeunissement karyogamique des ciliés.* (Arch. de zoologie expérimentale, 1888-1889, p. 255.)

(2) Migula, *Ueber den Einfluss starck verdünnter Saurelösungen auf Algenzellen.* Breslau, 1888.

Ce qui résulte de ce fait est donc assez important : c'est que la division nucléaire n'est pas nécessairement en rapport avec la croissance en longueur de la cellule.

Pendant la division des cellules de *Spirogyra*, j'ai pu faire des mensurations exactes qui m'ont prouvé que tout le temps que dure la caryocinèse, la cellule n'augmente pas de longueur. Je ne pourrais assurer le même fait pour le *Tradescantia ;* ici, au contraire, il m'a paru que pendant les premières phases de la division il pouvait encore se faire un certain allongement de la cellule.

Maupas a également fait sur les infusoires ciliés des expériences intéressantes au point de vue de la nutrition. Il a pu obtenir par certains artifices de culture (milieux faibles) des espèces, ou plutôt des races, se divisant un bien moins grand nombre de fois que dans les cas où on leur fournissait un aliment plus complet.

Les observations de Maupas, relatives à la température, sont des plus intéressantes et montrent que, par un accroissement de chaleur, la bipartition se fait plus vite. C'est ainsi que pour un infusoire, à ne citer que celui-là, *Leucophrys patula*, l'auteur obtient (¹) :

Températures . . .	6-8	8-11	11-14	14-17	17-20	20-23	23-26
Bipartitions en vingt-quatre heures . .	1	2	3	4	5	6	7

Il est regrettable que nous ne possédions pas d'expériences à des températures plus élevées, qui nous permettraient peut-être de comparer la marche du phénomène dans les deux règnes. La cha-

---

(¹) Maupas, *loc. cit.*, p. 250.

leur est, comme on le voit, très favorable au développement de ces organismes.

Cette action est peut-être celle sur laquelle on possède le moins de renseignements : les caryocinèses que l'on trouve décrites dans une masse de travaux ne sont que rarement accompagnées d'indications de températures exactes, et n'ont point été observées dans le véritable but de rechercher les modifications que cet agent pouvait faire subir aux différentes phases de la division.

Nous trouvons dans le travail de Strasburger (¹) : *Zellbildung und Zelltheilung*, quelques données sur le temps qui s'écoule pendant une division complète du noyau, dans les cellules des poils staminaux de *Tradescantia virginica* et de *Spirogyra*, mais la température exacte à laquelle les expériences ont été faites n'est pas signalée. Pour le *Tradescantia*, il a obtenu des divisions complètes en trois heures trente minutes environ.

Ce chiffre est supérieur à celui que j'ai trouvé; cette différence provient sans doute du moment où l'on prend le noyau et de la variété qui sert à l'expérience.

Les mêmes observations de Strasburger sont reprises dans le *Botanische Practicum* (²). Dans son travail sur le rôle du noyau dans la division des cellules végétales, Treub donne également quelques séries d'expériences sur la division, pour lesquelles il a noté la durée des phénomènes caryocinétiques. Ces expériences ont été faites sur les filaments proembryonnaires de l'*Orchis latifolia* et de l'*Epipactis palustris*. Mais ici également des indications relatives à la température à laquelle ces durées ont été observées nous manquent complètement.

Les études d'Olivier (³) ont montré que la formation des noyaux avait certains rapports avec la pression, ou du moins que l'accroissement des cellules était en rapport avec la pression. Car en

---

(¹) *Zellbildung und Zelltheilung*. Dritte Auflage, 1880, p. 380, pl. VIII, fig. 38-55.

(²) Strasburger, *Bot. Practicum*. Iéna, 1887, p. 568.

(³) Olivier, *Expériences sur l'accroissement des cellules et la multiplication des noyaux*. (Bull. de la Soc. de bot. de France, t. XXIX, mars 1882.)

diminuant cette dernière, il a obtenu des cellules géantes dans lesquelles le nombre des noyaux était assez considérable. Prillieux (1) a obtenu le même résultat en faisant agir la chaleur; il a vu les cellules parenchymateuses de la courge et du haricot augmenter de volume en même temps que le nombre de noyaux allait croissant, sans qu'il y ait pour cela division cellulaire. Mais dans ces cas il n'y a plus division caryocinétique du noyau, il y a multiplication par simple étranglement.

Dans une note publiée par Chabry dans les *Comptes rendus de la Société de biologie de Paris*, l'auteur a démontré que, par une compression pas trop énergique des œufs, il y avait encore caryocinèse, mais que la division cellulaire s'effaçait (2).

L'action de la température sur les autres phénomènes vitaux a été pour quelques cas déjà bien étudiée; il reste à voir si sur le phénomène physiologique de la division nucléaire le même facteur a une action marquée.

On a pu déterminer pour la faculté germinative et pour la croissance d'un certain nombre de plantes, un minimum au-dessous duquel, et un maximum au-dessus duquel le phénomène ne se produit pas; enfin un point intermédiaire optimum, qui convient le mieux au développement. Dans un travail sur la fécondation (3), Errera a énoncé cette loi de l'optimum de la façon suivante : « Tout phénomène vital qui est fonction d'une variable commence à se produire à partir d'un certain état de la variable (minimum), se réalise de mieux en mieux à mesure que la variable croît jusqu'à un état déterminé (optimum), après quoi un accroissement de la variable fait se réaliser de moins en moins bien le phénomène; celui-ci s'arrête enfin quand la variable a atteint une certaine valeur maximum. »

En 1860, dans son travail publié dans les *Jahrbücher* de Pringsheim (¹), Sachs nous a fait connaître les températures maximum, optimum et minimum de germination d'un assez grand nombre de graines; en 1864, dans le *Flora* (²), il indique, d'après une série d'expériences, les températures pour le mouvement protoplasmique.

---

(1) Prillieux, *Comptes rendus*, 1881, t. XCII, p. 147.

(2) *Comptes rendus de la Société de biologie de Paris*, 7 juillet 1888.

(3) Errera et Gevaert, *Sur la structure et sur les modes de fécondation des fleurs.* (Bull. Soc. roy. bot. de Belgique, 1878, p. 246.)

Avant cette époque, plusieurs auteurs avaient déjà appelé l'attention sur les températures minima et maxima de végétation.

Errera est le premier qui ait signalé la portée générale de cette loi. En 1864, Sachs, dans son *Traité de botanique* (³), en avait encore exposé un cas particulier se rapportant aux points extrêmes entre lesquels les phénomènes vitaux se produisent. Ils seraient confinés entre 0° et 50°. Comme l'auteur en convient, on ne peut assigner de limites générales aux phénomènes de la vie, car elles varient énormément d'un genre et d'une espèce à l'autre et même entre deux plantes d'une même espèce suivant les conditions auxquelles elles ont été soumises. Plus tard, dans ses *Vorlesungen* (⁴) de 1882, il arrive également à une généralisation analogue.

D'après tous ces faits, nous voyons que la chaleur a une grande influence sur la végétation. Cette action s'exerce-t-elle également sur le noyau cellulaire? Nous verrons que oui.

Pour démontrer l'action de la température sur le noyau et sur la division cellulaire, j'ai fait plusieurs séries d'expériences, sur trois espèces végétales différentes, appartenant l'une aux plantes phanérogames, les deux autres aux cryptogames.

Les premières séries ont été faites sur la division nucléaire du *Spirogyra*, les secondes sur les noyaux bien connus des poils staminaux de *Tradescantia*, et les troisièmes sur les *Cosmarium*.

J'exposerai d'abord les résultats des expériences faites sur les

---

(¹) SACHS, *Physiologische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur*. (JAHRB. WISSENSCHAFT, 1860, pp. 338-377.)

(²) SACHS, *Ueber die obere Temperatur-gränze der Vegetation*. (FLORA [Regensburg], 1864, p. 69.)

(³) SACHS, *Lehrbuch der Botanik*. Leipzig, 1868, p. 558.

(⁴) SACHS, *Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie*. Leipzig, 1882, p. 233.

Spirogyra, puis ceux que j'ai obtenus par la culture des cellules des poils staminaux de *Tradescantia*, enfin ceux obtenus dans l'étude des *Cosmarium*.

I

SPIROGYRA.

La spirogyre qui a servi à mes expériences a été récoltée pendant tout l'hiver, à partir du mois d'octobre 1889; il m'a été possible de l'étudier jusqu'au mois de février dernier, mais brusquement, à la fin de ce mois, par suite de travaux exécutés dans les environs du ruisseau où elle végétait en abondance, l'espèce a disparu et je n'ai pu l'observer à nouveau jusqu'à ce jour. Cette forme est une des grosses espèces voisines du *Sp. crassa;* elle est caractérisée par des cellules assez courtes, présentant de grandes analogies avec celles de l'espèce sur laquelle Strasburger a fait sa première étude (1).

Malgré le grand nombre de bandes chlorophylliennes qui tapissent la paroi interne de la cellule, le noyau relativement très gros se voit bien et l'on peut suivre facilement, sur le vivant, les différentes phases de la division nucléaire.

Cette division a fait l'objet de beaucoup de travaux, les auteurs ont émis plusieurs opinions opposées. Certains admettent chez ce noyau une structure exceptionnelle et le rangent dans une catégorie spéciale, celle des « nucléoles-noyaux » (2).

D'autres y voient un noyau assez ordinaire, qui ne différerait du type que par une moins grande condensation de matière chromatique dans la portion externe, et par la présence d'un gros nucléole (3). Je ne puis entrer ici dans la discussion nécessaire pour vider cette question, je ne puis que renvoyer aux auteurs qui ont publié sur cette question (¹), me réservant de reprendre plus tard cette étude.

---

(1) Strasburger, *Ueber Kern- und Zelltheilung*, pp. 3 et suiv., p. 213.
(2) J.-B. Carnoy, *Biologie cellulaire*, fasc. I, p. 236.
(3) Strasburger, *Ueber Kern- und Zelltheilung*, pp. 3 et suiv., p. 213.

Presque tous les auteurs qui ont étudié la division cellulaire chez les spirogyres, l'ont observée la nuit. Sachs, dans son traité de botanique, nous dit : « Um die Theilungen zu beobachten, ist es nöthig, kräftig vegetirende Fäden nach Mitternacht in sehr verdünnten Alkohol zu legen um sie später zu beobachten, da die Theilungen nur Nachts stattfinden (²). » Il en est de même pour Al. Braun, qui trouve les spirogyres en division pendant les toutes premières heures du jour. Al. Braun est certainement le premier qui ait observé la division cellulaire chez cette algue; ses observations sont naturellement incomplètes, mais déjà à cette époque il a attiré l'attention sur le nucléole (³).

Plus tard, en 1880, Strasburger nous dit : « Die Spirogyren theilen sich des Nachts, der Vorgang pflegt zwischen 10 und 12 Uhr zu beginnen. Man kann ihn auf den Tag verlegen, wenn man die Pflanzen des Nachts über niederen Temperaturen, oberhalb 0°, doch unterhalb + 5° C., aussetzt (⁴). » Dans un de ses derniers travaux, nous trouvons à nouveau le même fait signalé, pour l'espèce qu'il a appelée *Spirogyra polytaeniata* (⁵).

Pringsheim est le seul qui paraisse avoir vu la division en plein jour dans les conditions naturelles de végétation (⁶).

La presque totalité des divisions que j'ai suivies se sont présen-

---

(¹) Voyez aussi STRASBURGER, *Zellbildung und Zelltheilung*, loc. cit.
MEUNIER, *Le nucléole des Spirogyra*.
MACFARLANE, *The structure and division of the vegetable cell*.
TANGI, *Ueber die Theilung der Kerne in Spirogyra Zellen*. (SITZB. K. AKAD. DER WISSENSCH., 1, Abth., 1882.)
SACHS, *Lehrbuch der Botanik*.

(²) SACHS, *Lehrbuch der Botanik*.

(³) BRAUN, *Rejuvenescence in Nature*. Traduction anglaise de Henfrey, p. 237.

(⁴) STRASBURGER, *Zellbildung und Zelltheilung*, p. 171.

(⁵) STRASBURGER, *Ueber Kern- und Zelltheilung*, p. 325.

(⁶) PRINGSHEIM, *Untersuchungen über Bau und Bildung der Pflanzenzelle*. Erste Abtheilung. Berlin, 1854.

tées pendant le courant de la journée, le point de départ se trouvant entre 8 heures et 10 heures du matin ; j'ai cependant fréquemment observé des cellules entrant en division l'après-midi, vers 3 et 4 heures. Au contraire, en fixant, vers 12 heures de la nuit, des matériaux qui avaient été récoltés pendant la journée, je n'ai trouvé que fort peu de phases et parmi celles-ci presque toutes se rapportaient aux derniers stades de la caryocinèse.

Si nous ne possédions que les données des auteurs que je viens d'exposer plus haut, on serait tenté de croire à l'intervention de la lumière, qui exercerait une influence contraire à la multiplication cellulaire.

J'ai pu cependant établir que la lumière n'a pas d'action bien sensible sur les phénomènes caryocinétiques.

Des séries d'expériences parallèles ont été faites à la lumière et à l'obscurité : la différence qui a été observée entre les cellules exposées à la lumière et à l'obscurité, n'a pas été plus forte que celle que l'on remarque quelquefois entre deux cellules mises toutes deux à la lumière ; cette différence provient donc d'autres causes.

Il faut noter que les expériences qui ont donné lieu aux observations de Sachs et de Strasburger ont eu lieu pour la plupart en été, tandis que je les ai faites en hiver, alors que l'eau dans laquelle je récoltais les *Spirogyra* n'avait pas une température qui dépassait 2°. Le procédé indiqué par Strasburger et qui consiste à refroidir l'eau dans laquelle sont conservées les algues, prouve tout au moins que les températures basses ne sont pas propices à la division cellulaire, et dans mes récoltes en plein air, je me rapprochais donc de cette expérience.

Pringsheim (1), pour la division chez les *Conferva*, n'a pu déterminer non plus un moment exact du jour pendant lequel le phénomène s'accomplirait; il a observé la multiplication cellulaire le matin, l'après-midi et le soir. Pour le *Cladophora*, le matin conviendrait le mieux; pour l'*Oedogonium*, ce serait l'après-midi. Il y aurait à rechercher quelles sont les causes qui déterminent ce choix pour ces deux dernières algues.

---

(1) Pringsheim, *loc. cit.*, pp. 78-79.

On suit facilement la division du noyau chez la *Spirogyra crassa*. Il suffit de placer sous le microscope quelques filaments et de porter son attention sur une cellule dont le noyau se trouve dans la première phase de division. Les filaments à examiner sont placés dans l'eau du ruisseau où ils ont été récoltés, afin d'éviter les erreurs qui pourraient provenir d'un changement de milieu. Ce qui rend l'observation facile, est la façon dont les stades principaux de la division sont marqués : ils sont bien distincts les uns des autres, le noyau passant souvent presque instantanément d'une forme à une autre.

Le premier stade est, comme on sait, caractérisé par une augmentation de volume du noyau, et en même temps il se forme à la face interne de la membrane cellulaire un cercle de microsomes qui indique l'endroit où va se former la nouvelle cloison. Cette membrane ne se constitue pas ici, comme dans la division ordinaire, d'une façon centrifuge, à l'aide d'un phragmoplaste (¹) ou corps lenticulaire, mais d'une façon centripète.

Un noyau se trouvant dans cette première phase de division n'est pas toujours forcé de passer par les stades suivants. On peut remarquer en effet fréquemment qu'un noyau dans cet état, et même lorsqu'il a atteint des stades plus avancés dans la division caryocinétique, aussi longtemps que le nucléole n'a pas été entamé, peut revenir à l'état de repos, laissant sur la membrane la trace d'une formation interrompue de membrane, le reste de la cellule paraissant absolument normal.

Nous verrons d'ailleurs le même fait se reproduire dans l'étude suivante, mais là il n'y aura plus la première ébauche d'une membrane qui viendra nous indiquer qu'il y a eu rétrogradation.

Quelles sont les causes qui agissent dans ce cas? Il est probable qu'elles sont internes, liées peut-être à la nutrition.

On peut en tous cas affirmer que, aussi longtemps que le nucléole n'a pas subi de modifications visibles, le noyau peut revenir à l'état de repos et la cellule reprendre son état normal.

(¹) L. ERRERA, Phragmoplaste. (TAGEBLATT NATURFORSCH. VERSAMEN. WIESBADEN, 1887, n° 8, reprod. in BIOL. CENTRALBL., 1er février 1888.)

Placé à une température variant entre 20° et 23° C., un noyau qui se trouvait dans une des prophases, considérablement gonflé, dans l'état que j'ai représenté planche I, figure 1, a subi les modifications suivantes. Après avoir passé par les stades intermédiaires, figures 2 et 3, il a rétrogradé et a repris au bout de sept heures environ une forme arrondie à gros nucléole central, analogue à sa forme primitive. Il y a, il est vrai, ici un cas spécial, peut-être un cas pathologique, car toutes les cellules contenues dans la culture avaient un noyau plus ou moins modifié, toutes paraissaient malades. Les bandes de chlorophylle étaient contractées et le mouvement protoplasmique très lent, pour ne pas dire nul.

Après la phase rectangulaire, la figure que revêt le noyau est celle de deux cônes tronqués, accolés par leurs sommets. Peu de temps après il se forme une masse rectangulaire dont le grand axe est perpendiculaire à celui de la figure que représentait le noyau dans la phase antérieure.

C'est le moment de la fragmentation interne du nucléole (boyau nucléinien ?), car bientôt se forme un fuseau dont les deux extrémités attirent chacune d'un côté les anses nécessaires à la formation des noyaux filles.

La forme que présentent les deux extrémités, constituées par des amas de protoplasme granuleux, est caractéristique et constante; je les ai toujours vues telles que je les ai figurées dans la planche I, figure 5. Dans les phases suivantes, cet amas de protoplasme disparaît complètement.

Les deux nouveaux noyaux formés qui sont encore attachés à la jeune membrane, laissent entre eux une cavité sphérique. Petit à petit cette cavité diminue, la membrane s'achève et les deux noyaux ne se trouvent plus réunis que par un pont de protoplasme, dans lequel les microsomes sont animés d'un mouvement très rapide. Le pont protoplasmique finit par disparaître et les deux noyaux filles entièrement formés sont rejetés chacun vers le milieu de leur cellule respective.

Mes expériences n'ont malheureusement pu aboutir pour des températures inférieures à 3° au-dessus de zéro ; je n'ai pu observer à ce degré la division complète. Un fait que j'ai remarqué souvent est que, enchâssées dans la glace, les spirogyres continuent à vivre et que l'on peut les extraire facilement du bloc qui les contient, grâce probablement à la couche de mucilage qui les enveloppe et qui les protège peut-être contre l'action de trop basses températures. Si l'on examine les filaments ainsi extraits, l'on ne trouve rien d'anormal dans leur structure. Cette propriété existe d'ailleurs chez beaucoup d'autres algues.

Entre 3° et 4°, de même qu'entre 4° et 5°, une division complète n'a pu être observée. Mais on peut la déterminer approximativement, en comparant la durée de deux phases connues avec celle des mêmes phases à une température où la division a pu être suivie entièrement. On trouve ainsi que la durée doit être d'environ quatorze heures, chiffre qu'il serait nécessaire de vérifier par l'expérience.

Entre 6° et 7°, j'ai pu obtenir des divisions complètes en douze heures environ. Plus la température augmente, plus nous allons voir la durée diminuer ; entre 8° et 9°, la division complète s'effectue en neuf heures environ. Pour la température supérieure suivante, entre 10° et 11°, vient se produire un écart : plusieurs expériences ont donné des résultats variant entre dix heures vingt minutes et onze heures vingt minutes. C'est surtout sur les dernières phases qu'a porté le ralentissement. Ces résultats, obtenus le même jour, nous fourniraient un optimum entre 8° et 9° ; ce qui n'est cependant pas exact, car si nous voyons les chiffres suivants, nous allons trouver une nouvelle diminution par rapport à ce que nous avons obtenu pour les expériences faites entre 8° et 9°. A quoi est dû cet écart? Il ne peut, ce me semble, se rapporter qu'à des variations individuelles ou à des conditions défavorables subies par les filaments le jour précédent ou pendant la durée de l'expérience.

A 12°, la division totale s'obtient en un temps variant de six heures quinze minutes à sept heures. A 13°, la courbe commence à changer de direction, la durée de la division augmente : la moyenne de plusieurs expériences nous donne huit heures. Entre 14°-15°, les résultats obtenus sont très différents et tendraient, si l'on ne tenait compte que de certains d'entre eux, à former un nouvel optimum ; mais si l'on en fait une moyenne, nous continuons la courbe ascendante avec une durée de huit heures trente minutes. Ces différences montrent bien que toutes les cellules ne sont pas équivalentes, la plupart de ces expériences ayant été faites le même jour, sur des matériaux pris au même endroit.

Entre 15° et 16°, la durée de la division est d'environ dix heures; à la température plus élevée 16°-18°, elle est de onze heures. Si nous continuons à élever la température, les expériences ne réussissent plus et, comme je l'ai dit plus haut, entre 20° et 23° le noyau acquiert une forme pathologique et la cellule ne peut plus reprendre son état normal.

Le point optimum pour la division caryocinétique chez cette espèce de *Spirogyra*, dans les conditions où elle a été récoltée, se trouverait vers 12° au-dessus de zéro, le maximum vers 20°.

Dans le tableau I, nous trouvons la durée totale de la division cellulaire placée en regard de la température à laquelle l'expérience a été faite. Les temps écoulés sont les moyennes obtenues dans

Tableau I.

Résumé des observations.

TEMPÉRATURE	DURÉE TOTALE DE LA DIVISION
3°-4°	Au delà de 14 heures.
4°-5°	14 heures.
6°-7°	12 heures.
8°-9°	9 heures.
10°-11°	10 h. 20 m.-11 h. 20 m.
12°	6 h. 15 m.-7 h.
13°	8 heures.
14°-15°	8 h. 30 m.
15°-16°	10 heures.
16°-18°	11 heures.
20°-23°	Rétrogradation.

quelques expériences; si les résultats étaient assez différents, j'ai noté les durées extrêmes entre lesquelles la caryocinèse s'était effectuée.

Ces résultats sont, comme je l'ai dit, fournis par des expériences faites sur des matériaux pris à 2° au-dessus de zéro. Certaines expériences faites au mois d'octobre dernier, mais dont la série n'a pu être terminée, ont donné des résultats qui me paraissent prouver de la façon la plus évidente l'action de la température antérieurement subie par la cellule mise en expérience. A 13°, la division totale qui, pour les échantillons pris à 2° au-dessus de zéro, demandait huit heures, n'a pris qu'environ six heures. Cette différence doit provenir de la température subie, car si nous prenons la moyenne des températures d'octobre, nous trouvons 14°, température qui se rapproche beaucoup de l'optimum trouvé dans mes expériences. Je n'ai malheureusement pas de données sur la température de l'eau dans laquelle les filaments qui avaient servi à ces expériences avaient été récoltés.

Tableau II.

TEMPÉRATURE	FIGURE 1	FIGURE 4	FIGURE 5	NOMBRE d'expériences.
4°-5°	9 h. 50 m.	10 h. 35 m.	12 h. 55 m.	4 expériences.
6°-7°	9 h.	10 h. 5 m.	11 h. 30 m.	3 —
8°-9°	9 h. 5 m.	9 h. 55 m.	11 h. 10 m.	»
»	»	9 h. 15 m.	10 h. 30 m.	»
»	8 h. 40 m.	9 h. 20 m.	10 h. 35 m.	»
»	3 h. 20 m.	4 h. 5 m.	»	5 expériences.
10°-11°	9 h. 40 m.	10 h. 20 m.	11 h. 40 m.	»
»	2 h.	2 h. 35 m.	3 h. 50 m.	»
»	8 h. 40 m.	9 h. 30 m.	10 h. 55 m.	»
»	8 h. 35 m.	9 h. 35 m.	10 h. 55 m.	4 expériences.
12°	9 h.	9 h. 50 m.	10 h. 30 m.	2 —
13°	8 h. 30 m.	9 h. 10 m.	»	»
»	9 h. 10 m.	9 h. 50 m.	10 h. 50 m.	»

Tableau II (*suite*).

TEMPÉRATURE	FIGURE 1	FIGURE 4	FIGURE 5	NOMBRE d'expériences.
13°	9 h.	9 h. 30 m.	10 h. 50 m.	2 expériences.
»	8 h. 45 m.	9 h. 30 m.	10 h. 5 m.	»
»	9 h. 55 m.	10 h. 45 m.	11 h. 30 m.	»
»	8 h. 50 m.	9 h. 15 m.	10 h. 30 m.	9 expériences.
»	9 h. 5 m.	9 h. 35 m.	10 h. 40 m.	»
14°-15°	8 h. 35 m.	9 h. 25 m.	»	»
»	11 h. 45 m.	»	1 h.	»
»	9 h. 15 m.	9 h. 45 m.	10 h. 30 m.	»
»	8 h. 35 m.	9 h. 20 m.	10 h. 15 m.	»
»	9 h. 5 m.	10 h. 15 m.	11 h. 10 m.	»
»	9 h. 20 m.	10 h.	11 h.	10 expériences.
15°	9 h. 30 m.	9 h. 55 m.	10 h. 40 m.	2 —
15°-16°	2 h. 10 m.	2 h. 50 m.	»	»
»	8 h. 30 m.	9 h. 10 m.	»	»
»	9 h.	9 h. 40 m.	10 h. 15 m.	»
»	8 h. 30 m.	9 h. 25 m.	»	8 expériences.
16°-18°	11 h. 10 m.	11 h. 55 m.	»	»
»	10 h. 50 m.	11 h. 25 m.	11 h. 50 m.	4 expériences.
20°-23°	9 h.	Rétrogradation.	»	2 —

(Les chiffres de la première colonne correspondent aux températures d'expérience; les trois colonnes suivantes donnent les heures auxquelles les phases représentées par les figures 1, 4 et 5 de la planche ont été atteintes. Les lignes horizontales montrent les durées observées successivement sur une même cellule.)

Dans le tableau qui précède, je donne quelques chiffres correspondant à la durée des phases indiquées en tête des colonnes; le résultat de toutes les expériences n'a pas été indiqué. Le nombre des expériences a été bien plus considérable, mais un certain nombre d'entre elles n'ont pas donné des résultats suffisamment complets pour être relevés.

Du tableau I, nous pouvons déduire le temps qui s'écoule entre les phases pour lesquelles les durées ont été notées; en prenant une moyenne, nous obtenons le tableau suivant :

Tableau III.

TEMPÉRATURE	DURÉE DE LA PHASE figures 1 à 4.	DURÉE DE LA PHASE figures 1 à 5.
4°-5°	45 minutes.	3 h. 5 m.
6°-7°	55 —	2 h. 30 m.
8°-9°	45 —	2 h.
10°-11°	40 —	1 h. 40 m.
12°	50 —	1 h. 30 m.
13°	38 —	1 h. 34 m.
14°-15°	43 —	1 h. 30 m.
15°-16°	44 —	1 h. 15 m.
16°-18°	40 —	1 h.

Un autre point qu'il est nécessaire d'étudier, c'est celui de savoir s'il y a proportionnalité entre les différentes durées exigées par deux phases à une température donnée, par rapport au temps global de caryocinèse, et les mêmes phases à une autre température.

Pour autant qu'il m'a été possible d'étudier cette question, je dois répondre négativement. La comparaison n'a pu être faite que pour trois phases. Pour la première des trois, on voit un résultat inverse à celui que l'on devrait trouver, c'est-à-dire que, en augmentant la température jusqu'à 18°, la durée entre la phase où le noyau se trouve gonflé et celle où il prend la forme d'un fuseau allongé, au lieu de présenter un optimum à 12°, le présente entre 16°-18°. Ici donc l'optimum qui s'applique à la division totale ne coïncide pas avec celui des phases.

Il est possible que si les expériences pouvaient se continuer au delà de 18°, sans entraîner la mort de la cellule, nous verrions la courbe remonter (voyez le graphique, tableau V, *b* et *c*), mais à 20°

le noyau n'atteint plus la phase qui a servi de point de comparaison. Il est possible aussi qu'une température aussi élevée soit favorable à la croissance de l'algue, aussi longtemps que celle-ci n'y est soumise que pendant quelques instants; si l'exposition devient trop longue, la chaleur influant sur d'autres portions de la cellule en entraîne probablement la mort.

Pour une autre phase, dont la durée est donnée dans le tableau III (phase figures 1 à 4), nous obtenons des valeurs qui. dans une portion de la courbe, suivent le tracé précédent, mais qui, dans les dernières portions, reviennent également vers le bas.

Pour une troisième phase, qui comprend le passage de la forme figure 1 à l'état représenté par la figure 8, des expériences directes et quelques calculs m'ont conduit aux durées consignées dans le tableau suivant; ces résultats concordent avec les deux précédents.

En comparant les tableaux I, III et IV, on remarque d'ailleurs que l'optimum de la division totale ne coïncide pas toujours avec l'optimum de certaines phases.

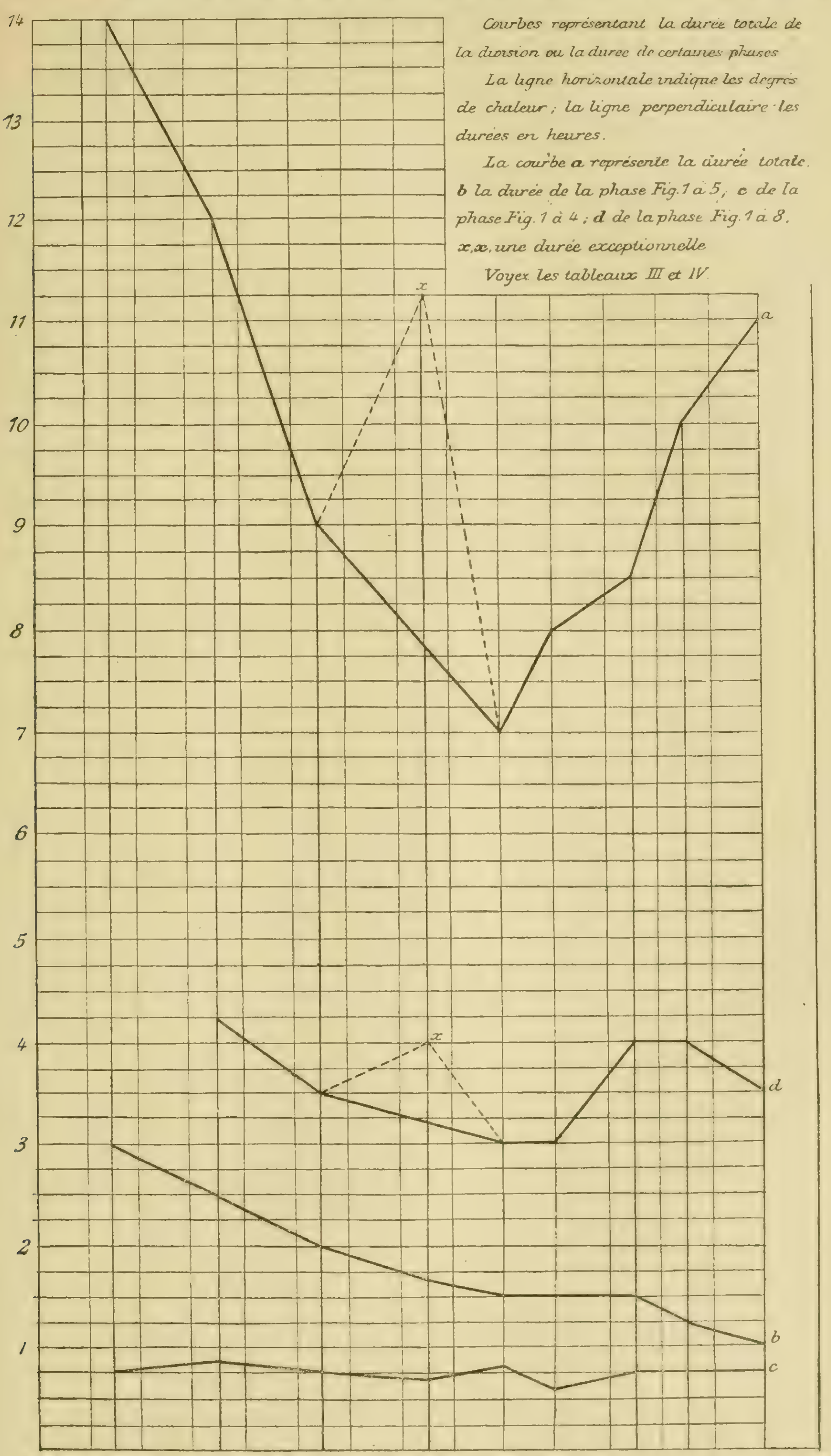
Tableau IV.

TEMPÉRATURE	DURÉE DE LA PHASE figures 1 à 8.
6°-7°	4 h. 20 m.
8°-9°	3 h. 30 m.
10°-11°	4 h.
12°	3 h.
13°	3 h.
14°-15°	4 h.
15°-16°	4 h.
16°-18°	3 h. 30 m.

Le tableau V nous montre, résumées dans un graphique, les courbes formées par les durées totales et partielles, et permet de les comparer entre elles.

TABLEAU V

Graphique résumant la durée de la division caryocinétique (noyau de Spirogyra)



Courbes représentant la durée totale de la division ou la duree de certaines phases

La ligne horizontale indique les degrés de chaleur ; la ligne perpendiculaire les durées en heures.

La courbe ***a*** *représente la durée totale.* ***b*** *la durée de la phase Fig. 1 à 5 ;* ***c*** *de la phase Fig. 1 à 4 ;* ***d*** *de la phase Fig. 1 à 8.* ***x,x,*** *une durée exceptionnelle*

Voyez les tableaux III et IV.

II

TRADESCANTIA VIRGINICA Linn.

Depuis 1844, les noyaux des poils staminaux de *Tradescantia* ont servi aux observations sur la division cellulaire. Nägeli en 1844, Hofmeister en 1849, Weiss en 1867, ont publié les résultats d'études sur ce sujet. Lundström a fait le premier la culture des poils, dans le laboratoire de Strasburger à Iéna; le travail qu'il a publié sur ce sujet (¹) a paru presque en même temps qu'une note de Strasburger sur le même objet (²). Ce n'est qu'en 1880 que ce dernier, dans son remarquable travail sur la division cellulaire, a publié le résultat complet de ses études, tant sur le vivant que sur des matériaux fixés et colorés, et qu'il a figuré les stades de la caryocinèse chez cette plante (³).

En 1884, un de nos compatriotes, feu le Dʳ Bernimoulin, a également publié une note sur la division du noyau dans les cellules mères des stomates et des grains de pollen et dans les poils staminaux du *Tradescantia* (⁴).

La culture se fait dans une solution sucrée à 3 °/₀; elle n'offre pas grande difficulté, pour autant que l'on expérimente sur des plantes normales et que l'on opère pendant la saison d'été. Des essais faits pendant l'hiver sur des fleurs de *Tradescantia* cultivés en serre, ne m'ont fourni aucun résultat.

Le *Tradescantia* que j'ai employé croissait en plein air; les plantes avaient une hauteur d'environ 50 centimètres; la tige était

---

(¹) Lundström, *Botaniska notiser*, 1879, p. 113.

(²) Strasburger, *Ueber ein zur Demonstration geeignetes Zelltheilungs-Objekt.* (Sitzungsber. Jenaischen Gesellschaft, 1879, p. 93.)

(³) Strasburger, *Zellbild. und Zelltheilung*, pl. VIII.

(⁴) Nôte sur la division des noyaux dans le *Tradescantia virginica.* (Bull. de la Soc. royale de bot. de Belgique, 1884, 1ʳᵉ partie, p. 7.)

épaisse et les feuilles mesuraient environ 3 centimètres de large; les fleurs, assez grandes, étaient rose violacé.

Pour l'observation, on prend les jeunes boutons, encore enfermés dans la base des feuilles, on enlève les sépales et les pétales à l'aide d'une pince; on sépare ensuite les étamines que l'on prive de leurs anthères. Les filets munis de leurs poils sont déposés, dans une gouttelette d'eau sucrée à 3 °/₀, sur une lamelle de verre que l'on renverse au-dessus d'une chambre humide.

Les poils les plus propices à l'observation de la division nucléaire sont ceux qui sont formés de filaments à parois parallèles et dont le suc cellulaire n'est pas encore coloré. Les meilleures cellules sont généralement celles qui terminent les filaments. La chambre humide à l'aide de laquelle j'ai fait mes expériences est formée par un morceau de carton humecté, percé d'une ouverture circulaire ou rectangulaire, que l'on place sur un porte-objet ordinaire.

Le tout a été préalablement stérilisé par un séjour de quelques minutes dans l'eau bouillante; on peut alors continuer les expériences pendant plusieurs jours sans voir apparaître trop de bactéries ou de mycéliums de Champignons.

Pour obtenir une température basse ou élevée, j'ai fait usage de l'appareil décrit et figuré par Sachs [1] (*Wärmekasten*). Il consiste en une caisse de zinc à double paroi; à l'intérieur, on place le microscope, et sur la platine de celui-ci on fixe la préparation que l'on veut étudier. La caisse est munie d'un couvercle en zinc au travers duquel passent le tube et la vis de rappel du microscope. La partie antérieure de la caisse est munie d'une ouverture rectangulaire fermée par une plaque de verre qui permet l'éclairage. Par le couvercle passe encore un thermomètre qui donne la température intérieure de la caisse.

La forme que j'ai donnée à l'appareil qui m'a servi diffère peu de celle que lui donne Sachs; les changements introduits ne sont que des variations de détail.

Pour les températures élevées, on peut chauffer l'appareil en entier par une veilleuse, comme le recommande Sachs, ou bien entretenir la chaleur en ajoutant de temps en temps à l'eau contenue entre la double paroi, de l'eau bouillante. A cet effet, on ménage dans le couvercle deux ouvertures communiquant avec le réservoir interne. Pour les températures basses, au lieu d'eau chaude, il suffit de placer de la glace ou un mélange réfrigérant.

---

[1] Sachs, *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.*

Dans son travail relatif à l'action de la chaleur sur le mouvement protoplasmique, Sachs nous donne le résultat d'expériences faites sur des poils de *Tradescantia virginica;* à 49° C., le protoplasme ne se meut plus. Entre 46° et 48°, le même phénomène se reproduit au bout d'un court séjour à cette température, mais si l'on enlève le bouton de ce milieu pour le placer dans un milieu plus propice, le mouvement reprend.

Dans les expériences que j'ai faites, j'arrive à un résultat un peu différent; à la température de 45°-46°, que ces poils ont supportée très bien, j'ai au contraire vu un mouvement très accusé du protoplasme et, comme nous le verrons plus loin, une activité très grande du contenu cellulaire, puisque en trente minutes de temps j'ai pu observer la division complète du noyau et de la cellule.

Pour le *Tradescantia*, nous ne trouvons pas, comme dans les autres cas où la loi de l'optimum peut s'appliquer, un optimum suivi d'une série de températures différentes pour lesquelles le phénomène peut encore s'effectuer, mais d'une manière moins rapide; mais nous voyons presque immédiatement après l'optimum se présenter le maximum.

La première phase de division est caractérisée par la disparition du nucléole et par la visibilité de la substance chromatique, qui se présente sous l'aspect de granules passant ensuite à la forme d'anses. On peut considérer une division comme terminée quand, une fois la membrane nouvelle rattachée aux deux parois, on voit apparaître, dans la masse protoplasmique qui la recouvre, des vacuoles ne laissant plus qu'une légère couche de protoplasme. C'est cette phase qui m'a servi de point de comparaison final (fig. 19). Si l'on prend des cellules de *Tradescantia*, qu'on les place dans une atmosphère dont la température oscille entre 8° et 9°, on ne peut suivre jusqu'à la fin la division; si l'on a eu soin de bien fixer sous le microscope le noyau qui se trouvait dans une des prophases, on remarque quelquefois un commencement de division, mais on voit immédiatement que la température basse occasionne un retard dans l'apparition des phases. Au bout de quelques heures, toute la structure cellulaire est désorganisée, il se forme dans l'intérieur un grand nombre de vacuoles et le noyau se désagrège.

Si l'on expose un noyau entre 10° et 11°, on peut observer la division complète en deux heures quinze minutes, chiffre moyen de quelques expériences faites généralement le même jour. Comme je l'ai dit pour le *Spirogyra*, l'on observe ici fréquemment des noyaux qui, dans les mêmes conditions, parfois dans une même culture côte à côte, offrent des différences de durée pouvant aller jusqu'à trente minutes. Ces différences notables pourraient également provenir du fait que dans ces noyaux, surtout à l'état vivant, les premiers stades de division sont très difficiles à différencier les uns des autres ; il est malaisé de juger de la disparition du nucléole et de la formation des anses.

Entre 13° et 14°, la durée totale de la division prend deux heures vingt minutes ; si nous continuons, entre 16° et 17°, les résultats varient de deux heures à une heure trente minutes, ce qui nous donne une valeur approximative de une heure quarante-cinq minutes. A 19°-20°, la durée n'est plus que de une heure vingt à une heure vingt-cinq minutes.

Ici viennent se placer quelques expériences dont le résultat n'est plus tout à fait en rapport avec la série descendante que nous avions obtenue jusqu'à présent. Plusieurs observations faites le même jour à une température variant de 20° à 21° m'ont demandé de une heure quarante minutes à deux heures cinquante minutes ; il y aurait donc ici, comme pour le *Spirogyra*, un premier optimum. Il est probable que cette différence assez considérable provient de l'individu même sur lequel l'expérience a été faite, ou que la température subie par la plante la nuit précédente lui a été pernicieuse et a retardé la division.

En examinant en effet la température qui a régné la nuit qui a précédé ces observations, nous la trouvons descendue entre 8° et 9°, c'est-à-dire vers le point minimum ; ce qui pourrait expliquer le retard de la caryocinèse.

Si nous examinons les résultats obtenus à une température supérieure, nous trouvons entre 24° et 25° une durée de une heure quinze minutes environ pour la division totale.

Entre 26° et 27°, le temps demandé pour l'ensemble des phénomènes caryocinétiques n'est plus que de cinquante-cinq minutes; entre 39° et 31°, nous trouvons encore une fois un accroissement de même qu'entre 20° et 21°. J'ai obtenu à cette température une durée de deux heures à deux heures quinze minutes; la différence doit provenir de l'individu même, car elle ne peut plus s'expliquer ici que par une différence calorifique des nuits précédentes, la moyenne ayant été la même que celles des nuits suivantes.

Entre 39° et 40°, nous ne trouvons plus que trente à trente-cinq minutes; mais une seule expérience faite à 43° nous fait à nouveau remonter à une durée d'une heure; mais à 45°, la diminution s'accentue encore : nous obtenons un optimum de trente minutes pour la durée totale de division. Les expériences faites à 43° ont été observées l'après-midi; cette dernière circonstance peut-elle influer sur la caryocinèse ou est-ce un cas accidentel? Je n'ai pu étudier ce point, mais ce que j'ai remarqué, c'est la fréquence des divisions nucléaires le matin, le nombre allant en diminuant jusqu'au soir.

A une température favorable, telle que 45° à 46°, le nombre de noyaux entrant en division devient assez grand; c'est ainsi que des noyaux paraissant au repos et exposés peu de temps à cette température, sont entrés rapidement dans les prophases. La fréquence de la division serait donc en rapport avec la température.

Si nous continuons les expériences à 50° et au delà, nous n'obtenons absolument plus aucun résultat; la cellule exposée quelque temps à cette température se désorganise et ne reprend plus même à 20° sa structure normale. Pendant les premiers moments de son exposition, il peut cependant se faire un commencement de caryocinèse, mais généralement, lorsque le noyau arrive à la formation du fuseau, il s'arrête et le phragmoplaste n'apparaît pas ; il ne se forme par conséquent pas de cloison. Les deux noyaux filles dégénèrent alors petit à petit. Dans la division normale, le phragmoplaste s'attache généralement à l'une des parois et gagne alors la paroi opposée à laquelle il se soude.

La figure 16 nous montre un phragmoplaste attaché d'un côté seulement à la membrane cellulaire.

TABLEAU VI.

Résumé des observations.

TEMPÉRATURE	DURÉE TOTALE DE LA DIVISION
8°-9°	Pas de continuation dans la division.
10°-11°	2 h. 15 m.
13°-14°	2 h. 20 m.
16°-17°	1 h. 45 m.
19°-20°	1 h. 25 m.
20°-21°	1 h. 40 m.-2 h. 50 m.
24°-25°	1 h. 15 m.
26°-27°	55 m.
30°-31°	2 h.-2 h. 15 m.
35°-36°	45 m.
39°-40°	35 m.
43°	1 h.
45°	30 m.
50°	Pas de continuation dans la division.

Dans des expériences toutes récentes, Hertwig a obtenu par le froid des modifications assez curieuses. Toutes les parties achromatiques des figures de division disparaissent, les portions chromatiques seules résistent. Par l'action de la chaleur, les premières réapparaissent (¹). J'ai obtenu des résultats analogues, mais pas

---

(¹) O. HERTWIG, *Experimentelle Studien am thierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung.* (JENA. ZEITSCHRIFT, 1890, Bd XXIV, p. 268.) V. ref. in NATURWISS. RUNDSCH. IN BRAUSCHWEIG, juin 1890, nº 25, pp. 328-330.

par l'action du froid ; il est vrai que je n'ai pu faire des expériences à un froid aussi considérable. Par l'action de la chaleur, j'ai obtenu, comme nous l'avons vu, la division du noyau sans formation de phragmoplaste et, comme conséquence, pas de membrane. L'observation est isolée : on ne peut donc pas en tirer de conclusions générales. Dans des expériences récentes, comme je l'exposerai plus loin, j'ai remarqué que des Desmidiées en division à des températures basses ne formaient pas de nouvelle membrane, le noyau se divisant normalement.

Comme nous le voyons, le noyau soumis à des degrés de chaleur différents, ne suit, pour le *Tradescantia virginica*, la loi générale de l'optimum que pour autant que nous considérions cet optimum très proche du maximum. Ce serait en quelque sorte l'analogue de ce qui se passe pour l'action de la chaleur sur la respiration; là aussi la vitesse augmente constamment avec la température, jusqu'à ce que la mort survienne; la courbe indiquant le phénomène ne nous montre également aucun retour. La fréquence de la division suit peut-être aussi la même marche, car, comme je l'ai dit plus haut, le nombre de divisions paraît augmenter avec la chaleur, mais il ne m'a pas été possible de déterminer la valeur de cette augmentation.

La proportionnalité entre la durée des différentes phases peut exister, mais je ne puis établir de lignes complètes, ne possédant pas de points de repère suffisants. Ce sont d'ailleurs des points assez difficiles à déterminer pour le *Tradescantia*, car sur le vif une phase passe à l'autre sans donner lieu à des figures bien tranchées.

C'est ce fait probablement qui a donné lieu, au moins en partie, aux quelques résultats discordants que nous trouvons dans cette étude.

L'action des températures extrêmes paraît néanmoins prépondérante sur les premières et les dernières phases de la caryocinèse.

Dans le tableau suivant, nous trouvons le détail des expériences ayant pu être suivies pendant un certain temps.

Le grand nombre d'expériences qui n'ont fourni que des résultats incomplets est cause de ce que je ne puis dresser un tableau

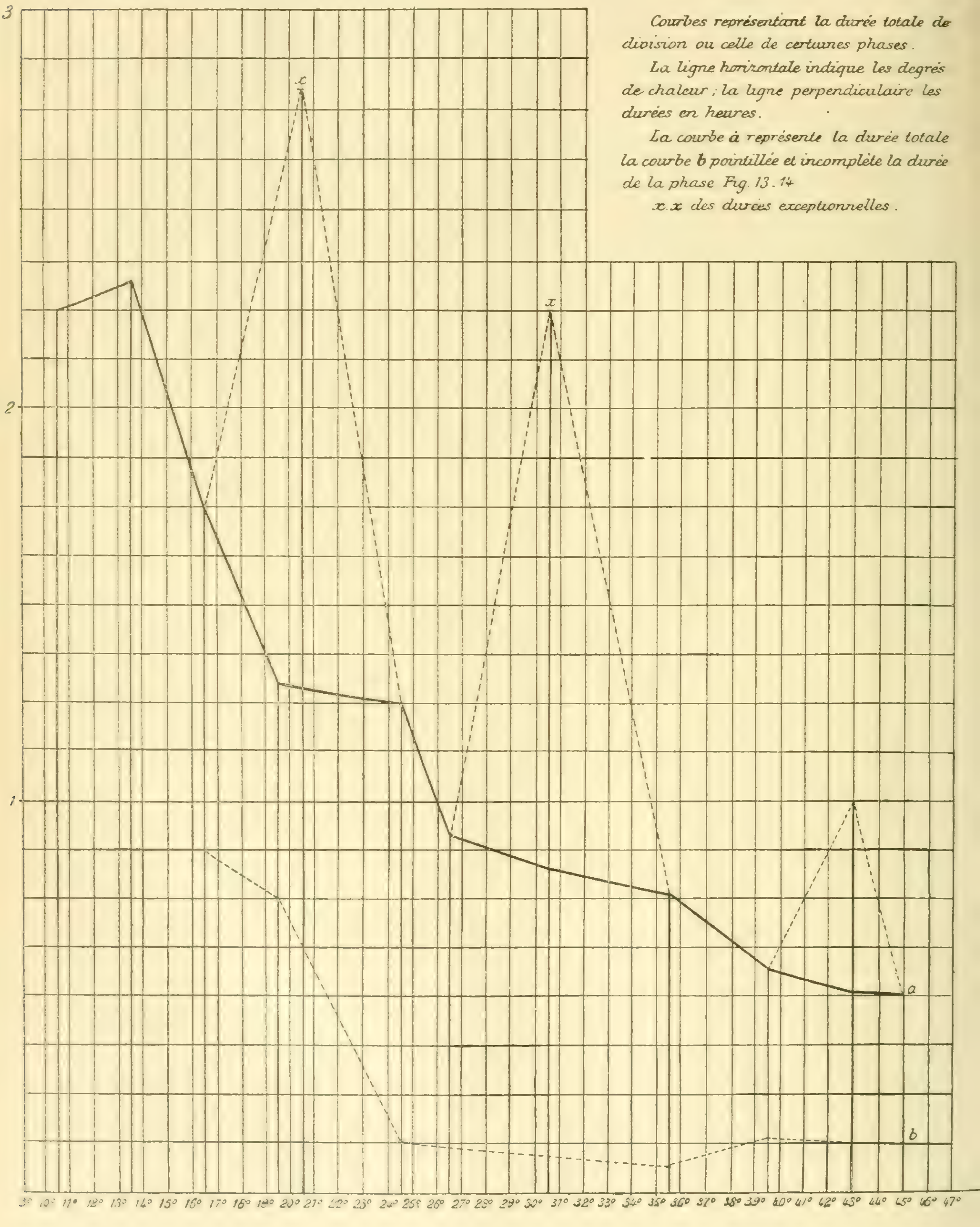
Tableau VII.

TEMPÉRATURE	FIGURE 13	FIGURE 14	FIGURE 19	NOMBRE d'expériences.
8°-9°	1 h. 25 m.	2 h. 15 m.	»	»
10°-11°	1 h. 45 m.	»	4 h.	»
13°-14°	9 h.	9 h. 55 m.	11 h. 20 m.	»
16°-17°	1 h. 55 m.	3 h. 20 m.	3 h. 50 m.	»
»	11 h. 55 m.	»	1 h.	»
»	»	11 h. 25 m.	12 h. 30 m.	»
»	11 h.	11 h. 15 m.	12 h. 30 m.	7 expériences
19°-20°	1 h. 5 m.	1 h. 40 m.	2 h. 30 m.	»
»	2 h. 10 m.	3 h. 10 m.	3 h. 35 m.	3 expériences.
20°-21°	9 h. 55 m.	»	11 h. 35 m.	»
»	9 h. 55 m.	»	11 h. 40 m.	»
»	9 h. 55 m.	»	12 h. 50 m.	»
24°-25°	2 h. 40 m.	2 h. 55 m.	3 h. 45 m.	»
»	1 h. 20 m.	»	2 h. 35 m.	»
»	9 h. 35 m.	»	10 h. 35 m.	5 expériences.
26°-27°	2 h. 55 m.	»	3 h. 45 m.	»
»	1 h. 40 m.	»	2 h. 35 m.	3 expériences.
30°-31°	8 h. 55 m.	»	11 h.	»
»	1 h. 45 m.	»	3 h.	3 expériences.
35°-36°	1 h. 55 m.	2 h. 7 m.	2 h. 40 m.	»
»	8 h. 10 m.	8 h. 15 m.	9 h.	3 expériences
39°-40°	8 h. 10 m.	»	8 h. 40 m.	»
»	8 h.	8 h. 30 m.	8 h. 45 m.	»
»	8 h.	8 h. 10 m.	8 h. 35 m.	4 expériences.
45°	1 h. 15 m.	»	2 h. 15 m.	2 —
45°-46°	8 h. 30 m.	»	9 h.	»
»	9 h. 45 m.	10 h.	10 h. 20 m.	3 expériences.

(Les chiffres de la première colonne correspondent aux températures d'expérience, les trois colonnes suivantes aux heures notées quand se sont présentées les phases figurées sous les numéros 13, 14 et 19 de la planche. Les lignes horizontales montrent les durées observées successivement sur une même cellule.)

TABLEAU IX.

Graphique résumant la durée de la division caryocinétique (noyau de Tradescantia).



Courbes représentant la durée totale de division ou celle de certaines phases.

La ligne horizontale indique les degrés de chaleur ; la ligne perpendiculaire les durées en heures.

La courbe a représente la durée totale la courbe b pointillée et incomplète la durée de la phase Fig. 13.14.

x.x des durées exceptionnelles.

complet du temps qui s'écoule entre deux phases successives. Nous ne pouvons, en effet, déduire du tableau précédent que les quelques chiffres suivants, qui sont, comme on pourra le voir, souvent en désaccord avec la durée totale de la division cellulaire.

TABLEAU VIII.

TEMPÉRATURE	DURÉE DE LA PHASE figures 13 et 14.
8°-9°	1 heure.
13°-14°	55 minutes.
16°-17°	50 —
19°-20°	47 —
24°-25°	15 —
35°-36°	8 —
39°-40°	20 —
45°-46°	15 —

Le tableau graphique IX résume les observations précédentes et nous permet de les comparer.

III

COSMARIUM.

Avant d'exposer le résultat des expériences relatives à l'action de la chaleur, il sera nécessaire de donner la description de la forme étudiée et de sa division.

Le *Cosmarium* qui a servi à faire mes observations, est relativement petit. Son diamètre est d'environ 18 μ, sa hauteur de 25 μ ; il est constitué par deux hémisomates ovales, un peu tronqués. Il possède de la chlorophylle qui, vue de face, remplit toute la cavité de l'hémisomate, et présente dans son intérieur un pyrénoïde entouré de grains d'amidon. Vu par la partie supérieure de la cellule, le chromatophore est échancré de chaque côté. Entre les deux hémisomates, dans la portion qui les relie entre eux, est logé le noyau. Celui-ci, même à l'état vivant, montre en son centre un nucléole très apparent. Ce noyau présente d'ailleurs le même aspect que celui des autres Desmidiées et de beaucoup de Diatomées. La carapace de cette forme de *Cosmarium* est lisse, mais si on l'observe avec un grossissement assez considérable, surtout lorsque l'Algue est privée de son contenu, on remarque un pointillé très fin qui la recouvre complètement.

Si sur des matériaux fixés — c'est dans ce cas le liquide de Kleinenberg qui m'a le mieux réussi, — on fait agir du carmin boracique, on obtient une belle coloration du noyau. On peut alors, après un lavage suffisant, passer les cellules petit à petit dans la glycérine concentrée qui constitue un bon milieu d'examen. Par ce réactif, on trouve le nucléole fortement coloré en rouge, le reste du noyau étant simplement rosé.

Le mode de multiplication le plus ordinaire chez les Desmidiées est, comme on sait, la réduplication, c'est-à-dire une division cellulaire. La conjugaison paraît, du moins pour l'espèce qui nous occupe, et pour les *Cosmarium* en général, se faire moins fréquemment que dans d'autres groupes, par exemple chez les *Closterium*. Elle ne se fait d'ailleurs que dans les conditions peu favorables au développement, et est un mode de conservation de l'espèce et non de multiplication. La réduplication a fait l'objet de plusieurs études. De Bary, dans son travail sur la famille des Conjuguées (1), a figuré et décrit la division du *Cosmarium Botrytis*. Dans un mémoire tout récent de Klebahn (2), il est fait mention de quelques phases de cette réduplication chez une forme voisine de ce *Cosmarium*. Mais dans aucun des deux travaux, nous ne trouvons de données relatives à la température, et même les durées ne sont souvent indiquées que pour une ou deux phases successives. Aucune des descriptions si nombreuses de réduplication, relatives aux autres Desmidiées appartenant au même groupe que les *Cosmarium*, n'est accompagnée de déterminations de durées, correspondant à des températures données. Les seules Desmidiées pour lesquelles nous possédions encore quelques données relatives à la durée de la division sont les *Closterium*, sur lesquels je reviendrai plus loin.

---

(1) DE BARY, *Untersuchungen über die Familie der Conjugaten,* pl. VI, fig. 1-3.

(2) KLEBAHN, *Studien über Zygoten.* I. *Die Keimung von Closterium und Cosmarium.* (JAHRB. F WISSENSCHAFT, Bd XXII, p. 415, pl. XIV, fig. 29-30.)

Dans l'Algue qui a servi à mes expériences, la division s'accomplit de la manière suivante. Les deux hémisomates s'éloignent petit à petit l'un de l'autre; dans la communication qui les relie entre eux, se trouve le noyau qui reste pendant assez longtemps dans son état normal. Au moment où cette communication revêt la forme que j'ai représentée dans la figure 15, planche II, se passent les premiers phénomènes de la division nucléaire, par caryocinèse. Mais ces phénomènes ne peuvent être suivis sur le vif; même sur des échantillons fixés et colorés, ils sont encore souvent très difficiles à interpréter. Ce dont j'ai pu me convaincre, c'est qu'au moment où la portion cellulaire qui relie les deux hémisomates primitifs est renflée en tonneau, la masse colorable qui dérive sans aucun doute du noyau (nucléole?), se trouve disposée suivant le diamètre, présentant l'aspect d'une plaque nucléaire. On peut dans certains cas distinguer nettement des stries disposées dans le sens du grand axe de l'Algue; stries qui sont les fils achromatiques du fuseau.

Puis il y a attraction d'une portion de la plaque colorable, vers chacun des hémisomates; il se forme ainsi deux masses allongées qui se colorent fortement par les réactifs colorants. En même temps que se fait ce transport, une membrane commence à apparaître. La membrane paraît se former comme chez le *Spirogyra*, d'une façon centripète. Avant son apparition, on voit dans la partie cellulaire qui relie les deux cellules au point où elle naîtra, une grande quantité de microsomes en mouvement qui cachent le contenu. Le noyau alors se reconstitue et l'on peut en suivant la division sur le vivant, peu de temps après que la membrane a apparu, voir les deux noyaux contenant chacun leur nucléole, logés dans chacune des moitiés de l'isthme divisé. Les deux noyaux filles restent dans le voisinage de la paroi qu'ils ont servi à former. Les deux nouvelles demi-cellules continuent leur accroissement; on voit d'abord s'écouler le protoplasme charriant des granules en mouvement, puis le chromatophore pénètre à son tour dans le nouvel hémisomate.

Dans la forme à un seul pyrénoïde, et à une seule plaque de chlorophylle, telle celle que j'ai étudiée, la pénétration se fait par un glissement contre les parois de l'isthme, de sorte que l'on voit apparaître la chlorophylle sous forme de deux proéminences latérales. Vers ce moment, le nouvel hémisomate a déjà presque acquis sa forme et sa grandeur définitives; sa membrane est cependant encore plus mince que celle de la cellule primitive.

La chlorophylle, en pénétrant plus avant, pousse de plus en plus le noyau vers la jeune paroi, contre laquelle il est appliqué.

Quand la plus grande portion du chromatophore est introduite dans le nouvel hémisomate, on voit pénétrer à son tour le pyrénoïde qui provient de la division directe de celui qui existait dans la demi-cellule primitive.

Cette division peut se faire quelquefois avant la pénétration de la chlorophylle, d'autres fois au moment même où le pyrénoïde devra être transporté. On le voit alors s'allonger, prendre une forme en biscuit, s'étrangler progressivement, jusqu'à ce qu'il se divise, emportant avec lui dans la nouvelle moitié cellulaire une partie des grains d'amidon de la moitié la plus ancienne.

Le pyrénoïde en place, la plaque chlorophyllienne se scinde, laissant l'isthme libre, prêt à recevoir le noyau. Celui-ci, qui reste encore souvent pendant assez longtemps accolé à la paroi de formation récente, voyage en glissant le long de la membrane et vient occuper sa position normale, où il reprend la forme carrée avec au centre son gros nucléole. Puis les deux *Cosmarium* se séparent et continuent individuellement leur cycle d'évolution.

Pour les *Cosmarium* à deux pyrénoïdes, les phases de la division sont les mêmes; je n'ai pu les suivre sur le vif, mais sur des échantillons fixés et colorés j'ai pu me rendre compte des phases qui se succèdent. La forme dont j'ai pu ainsi étudier la réduplication, a beaucoup d'analogie avec le *Cosmarium Botrytis* et celle sur laquelle Klebahn (¹) a publié son travail relatif aux zygospores. Chez cette espèce, j'ai toujours vu les pyrénoïdes divisés avant leur transport vers le nouvel hémisomate.

Le pyrénoïde est relativement assez considérable et entouré d'une forte couche d'amidon. Le chromatophore est dans chaque hémisomate divisé en deux parties, laissant entre elles un vide, dans lequel on remarque souvent les corpuscules mouvants que Fischer a fait observer.

Une question assez difficile à trancher est celle de savoir à quel moment on doit considérer la réduplication comme terminée.

Est-ce à l'instant où les deux cellules se séparent d'elles-mêmes, ou au moment où les noyaux ont repris leur position, au centre de la cellule? C'est à mon avis ce dernier point qui est l'indice de la fin de la division. J'ai vu en effet fréquemment deux cellules qui venaient à peine de se diviser et qui étaient encore réunies, subir chacune d'entre elles une nouvelle division. Ce fait de rester soudées, même longtemps après la division, dépend probablement de causes extérieures. Je dois faire observer ici que la forme étudiée était entourée d'une gaine gélatineuse, qui réunissait les cellules en masses souvent assez compactes. C'est probablement à la suite de modifications subies dans cette gaine que ces Desmidiées se séparent plus ou moins vite après leur division.

On observe fréquemment des hémisomates de formes anomales; tous les auteurs qui se sont occupés de l'étude de ces Conjuguées en ont figuré, sans toujours se rendre compte de leurs origines. Jacobsen (²) a fait une classification de ces modifications. Dans l'espèce qui nous occupe, j'en ai observé plusieurs. C'est ainsi que la division du noyau accomplie, il ne se forme pas de membrane pour séparer les deux nouveaux hémisomates; on se trouve alors

---

(¹) KLEBAHN, *Loc. cit.*, pl. XIV, fig. 28.

(²) JACOBSEN, *Aperçu systématique et critique sur les Desmidiacées du Danemark.* (JOURN. BOT. DE LA SOC. DE COPENHAGUE, 1874-1876, p. 143.)

en présence d'une cellule dont les deux extrémités sont constituées par les deux moitiés primitives, réunies par une portion arrondie ou rectangulaire, d'un diamètre plus ou moins considérable que celui des hémisomates qui lui ont donné naissance. Dans cette portion, nous trouvons les chromatophores et les pyrénoïdes disposés comme dans le *Cosmarium* normal.

D'autres modifications peuvent encore se présenter; les hémisomates peuvent être disposés en croix l'un par rapport à l'autre, ou l'isthme peut être considérablement agrandi. Ces aspects anormaux se présentent souvent dans la réduplication. Dans mes cultures sur porte-objet, j'ai vu fréquemment ces dispositions en angle droit prendre naissance, sans pouvoir déterminer les causes intervenant dans cette modification.

Les figures 8, 10, 11, 13 de la planche II montrent quelques-uns des nombreux cas de déformation cellulaire que l'on peut rencontrer. Dans le travail de Klebahn (¹), nous trouvons des figures analogues.

Le premier cas cité est peut-être en rapport avec la température. En effet, il s'observe surtout lorsque la chaleur, reçue par l'organisme, a été peu considérable. J'ai surtout remarqué ces états sur des cellules qui s'étaient divisées la nuit à des températures voisines, si pas inférieures à zéro degré. Ce fait serait en rapport avec les expériences dont Hertwig (²) a publié les résultats dans le *Jenaische Zeitschrift*, et qui consistent dans la disparition par le froid de toutes les portions achromatiques de la figure caryocinétique; par conséquent, il n'y a pas formation de membrane. Je n'ai pu faire des expériences directes à ce sujet.

Ce qui est certain, c'est que le nombre de divisions que l'on peut observer est beaucoup moins considérable quand on examine ces Desmidiées à des températures basses, que lorsque les observations sont faites à un degré voisin de l'optimum. A l'époque où j'ai fait mes expériences, je n'ai pu voir qu'un petit nombre de divisions se produire la nuit, la température descendant vers 0°; tandis que

---

(¹) KLEBAHN, *Loc. cit.*, pl. XIV, fig. 41.

(²) HERTWIG, *Loc. cit.*

pendant la journée, à partir de 8 heures du matin, je pouvais observer des réduplications nombreuses. Ce nombre paraissait être en rapport avec l'accroissement de la température; mais ici non plus, pas plus que pour le *Spirogyra* et le *Tradescantia*, je n'ai pu calculer la valeur de cette augmentation. J'ai pu d'ailleurs souvent me convaincre de l'action très énergique qu'exerce la chaleur sur la division du *Cosmarium*. En plaçant sur la platine du microscope une culture de l'Algue, à une température de 24°, l'on ne voyait au commencement de l'expérience aucune prophase de division, mais au bout de peu de temps, plusieurs cellules étaient prêtes à servir à l'étude de la division. J'ai pu ainsi observer jusqu'à cinq cellules dans le même champ du microscope avec un grossissement de 300 diamètres environ.

Si, comme nous l'avons vu, la chaleur exerce une action favorable sur le phénomène de la division cellulaire, et le froid une action opposée, il ne faut pas en déduire que ce dernier agent est contraire aux phénomènes vitaux : il les retarde simplement. On peut, en effet, congeler l'eau qui contient ces Desmidiées sans que pour cela il se produise à l'intérieur de la cellule une modification importante. Les mêmes cellules, placées ensuite à une température convenable, peuvent très bien se diviser et se développer comme à l'ordinaire. Le froid est beaucoup moins nuisible que la dessiccation, qui détruit complètement la structure interne; aussi une immersion dans l'eau, même à des températures favorables, ne rend plus la vie à ces Algues.

Je ne puis fournir des durées exactes pour la division totale de ce *Cosmarium :* il ne m'a pas été possible de suivre une réduplication complète. Tout ce que je puis signaler relativement à ce sujet, c'est que, à une température variant de 10° à 11° C., la réduplication exige au delà de sept heures, et que entre 15° et 16°, elle demande encore plus de six heures pour les mêmes phases.

Dans un travail publié par Douglas Campbell, dans le Bulletin du *Torrey Botanical Club* (1), sur la division cellulaire en général, l'auteur nous dit, à propos de la réduplication d'une forme de *Staurastrum* : « The whole process under proper conditions is completed in about two hours, but care must be taken that the temperature of the water in which the specimen is mounted is about the same as that from which it is taken. A marked rise of temperature is apt to kill the cells. » Il est regrettable que l'auteur ne nous donne pas de plus amples détails sur la durée et sur les conditions propres à fournir ce résultat.

---

(1) DOUGLAS H. CAMPBELL, *Studies in cell-division.* (BULL. TORREY. BOT. CLUB, mai 1890, p. 117, pl. CII, fig. 9.)

Par le calcul, nous obtenons dans les expériences qui ont servi à ce travail une valeur d'environ deux heures à 24° pour les mêmes phases qui nous ont demandé six et sept heures aux températures indiquées plus haut.

De Bary, dans son étude sur les Conjuguées, nous donne quelques durées relatives à certaines phases de la division chez le *Cosmarium Botrytis* (¹); mais ici non plus, nous ne trouvons d'indication quant au degré de chaleur auquel les expériences ont été faites. Ces renseignements ne peuvent donc servir à nous faire connaître les rapports qui existent entre la température et la durée de la division cellulaire.

J'ai pu déterminer, par un grand nombre d'expériences, la durée de certaines phases. Le choix de ces phases est assez difficile, car on ne peut se baser sur des caractères tirés du noyau, celui-ci n'étant, dans la plupart de ses transformations, pas visible sur le vif.

J'ai pris, après bien des tâtonnements, comme points de comparaison les stades suivants : pour une première série d'expériences, le temps qui s'écoule entre les phases représentées dans la planche II par les figures 3 et 5; pour une deuxième série, la durée des phases figures 2 et 3, et pour une troisième série, très incomplète, la durée employée par l'Algue pour passer de la forme figures 1 et 3.

Ces trois séries ont fourni des résultats très comparables entre eux, qui se trouvent consignés dans les tableaux suivants :

(¹) De Bary, *Loc. cit.*, pp. 86 et 87.

Tableau X.

Durée de la phase, planche II, figures 3 à 5.

NOMBRE d'expériences.	2	2	1	5	8	[illegible]	5	3	6	2
TEMPÉRATURE	10°-11°	15°-16°	18°	20°	22°	24°	26°	28°	30°	34°
	2 h. 40	2 h. 15	1 h. 35	1 h. 15	50 m.	40 m.	45 m.	45 m.	1 h. 5	1 h. 30
	2 h. 45	2 h. 1[illegible]		1 h. 25	50 m.	40 m.	40 m.	45 m.	50 m.	3 h. 15
				1 h. 10	55 m.	40 m.	45 m.	50 m.	50 m.	
				1 h. 15	55 m.	40 m.			50 m.	
				1 h. 20	55 m.	40 m.				
					55 m.	45 m.				
					60 m.	45 m.				

Tableau XI.

Durée de la phase, planche II, figures 2 à 3.

NOMBRE d'expériences.	3	1	3	4	5	6	1	1	1	1
TEMPÉRATURE.	10°-11°	15°-16°	18°	20°	22°	24°	26°	28°	30°	34°
	1 h. 45	1 h. 15	40 m.	30 m.	30 m.	30 m.	35 m.	40 m.	45 m.	2 h.
	1 h. 30		40 m.	25 m.	20 m.	25 m.				
	1 h. 35		35 m.	35 m.	25 m.	20 m.				
				35 m.	30 m.	20 m.				
					35 m.	25 m.				
						25 m.				

Tableau XII.

Durée de la phase, planche II, figures 1 à 3.

NOMBRE d'expériences.	1	2	1	3	1
TEMPÉRATURE.	15°-16°	20°	24°	30°	34°
	3 h.	55 m. 1 h. 25 m.	45 m.	55 m.	4 h. 20 m.

Dans ces tableaux, la première ligne horizontale nous indique le nombre d'expériences; la seconde, les températures auxquelles les observations ont été faites; enfin les colonnes sous ces chiffres donnent les durées en heures et minutes de la phase inscrite en tête du tableau.

Un nombre bien plus considérable d'expériences a été fait, mais plusieurs n'ont fourni que des résultats partiels qui ne peuvent être utilisés.

Les tableaux X et XI, qui exposent le détail des expériences, peuvent être réduits, et nous obtenons, en prenant la moyenne des résultats, les durées suivantes :

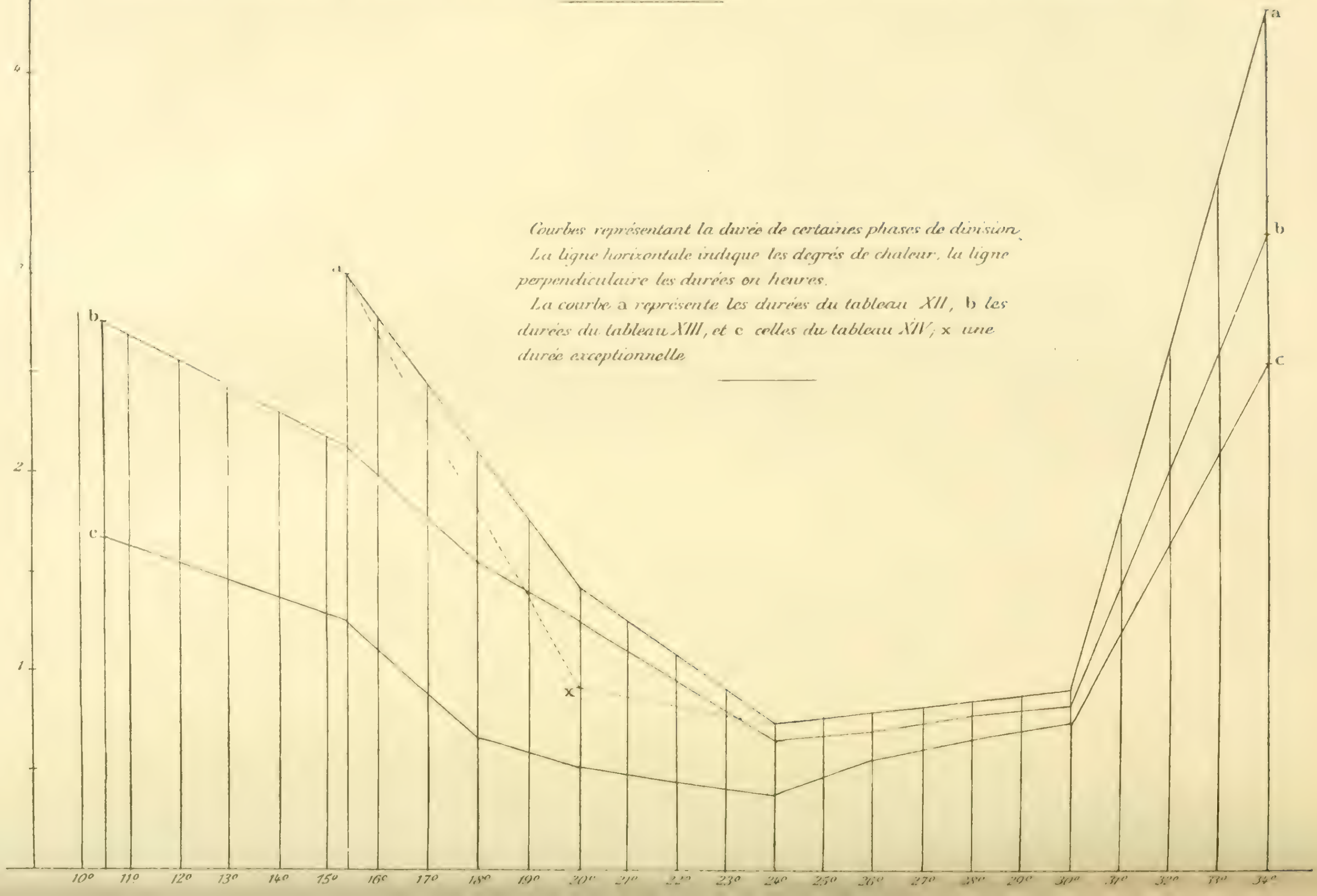
Tableau XIII.

Résumé du tableau X.

TEMPÉRATURE.	DURÉE DE LA PHASE figures 3 à 5.
10°-11°	2 h. 43 m.
15°-16°	2 h. 15 m.
18°	1 h. 35 m.
20°	1 h. 16 m.
22°	54 m.
24°	41 m.
26°	43 m.
28°	47 m.
30°	50 m.
34°	3 h. 15 m.

TABLEAU XV

Graphique résumant la durée de quelques phases de la division cellulaire du Cosmarium.



Courbes représentant la durée de certaines phases de division.
La ligne horizontale indique les degrés de chaleur, la ligne perpendiculaire les durées en heures.
La courbe a *représente les durées du tableau XII,* b *les durées du tableau XIII, et* c *celles du tableau XIV;* x *une durée exceptionnelle.*

TABLEAU XIV.

Résumé du tableau XI.

TEMPÉRATURE.	DURÉE DE LA PHASE figures 2 à 3.
10°-11°	1 h. 40 m.
15°-16°	1 h. 15 m.
18°	38 m.
20°	31 m.
22°	28 m.
24°	24 m.
26°	35 m.
28°	40 m.
30°	45 m.
34°	2 h.

Comme nous le voyons par l'inspection des deux tableaux précédents, il y a un optimum très marqué vers 24°.

Dans ce cas, l'optimum paraît constant ; il est le même pour les trois séries d'expériences. Le tableau graphique ci-contre nous montre de la façon la plus nette cet optimum ; il nous montre en outre que les courbes *b* et *c*, qui sont le résumé graphique des tableaux XIII et XIV, suivent les mêmes variations.

La courbe *a*, qui est donnée par les résultats exposés dans le tableau XII, nous montre, quoique très incomplète, une allure semblable à celle que présentent les deux autres, si nous en exceptons une durée exceptionnelle qui s'est présentée dans une expérience à 20°. Ce résultat, qui s'éloigne fortement de la marche régulière du phénomène, est dû probablement à l'action de causes internes, qu'il ne m'a pas été possible de définir.

Les résultats obtenus sur le *Cosmarium* correspondent donc complètement avec ceux que j'ai exposés dans le paragraphe relatif au *Spirogyra*. Pour cette dernière espèce, la température optimum variait entre 12° et 14°; pour le *Cosmarium*, elle se trouve vers 24°. Dans les deux cas, nous obtenons une augmentation de durée dans les phénomènes de division, en augmentant ou en diminuant le degré de chaleur. Il paraît donc y avoir chez cette espèce, de même que chez le *Spirogyra*, un minimum dont le degré exact n'a pu être déterminé, et un maximum auquel je ne suis pas arrivé dans mes séries d'expériences. La température de 34°, à laquelle je n'ai pu faire que quelques observations, ne doit cependant pas être très éloignée de ce maximum, car il n'est pas probable que ces Algues supportent un degré de chaleur beaucoup plus élevé. D'ailleurs, dans mes cultures à 34°, l'on observait une désorganisation accusée chez un assez grand nombre de cellules, après un séjour de quelques heures dans l'eau à cette température.

L'optimum que nous trouvons à 24° est en rapport avec les conditions dans lesquelles ces Desmidiées vivent. Le spirogyre vit surtout dans les eaux dont la température ne dépasse pas de beaucoup l'optimum de 12°-14°, et si par suite de conditions accidentelles qui se réalisent parfois dans la nature, souvent dans les laboratoires, on vient à élever le degré de chaleur de l'eau dans laquelle sont cultivés les *Spirogyra*, on voit une désorganisation rapide s'ensuivre.

La Desmidiée que j'ai étudiée, et la plupart d'ailleurs des formes de ce groupe, possède au contraire un mode de vie assez différent. Elle végète beaucoup mieux sous l'action directe des rayons solaires, dans des flaques d'eau peu profondes, là où l'eau peu renouvelée atteint une température beaucoup plus élevée que celle des ruisseaux et des fossés où vivent d'habitude les spirogyres.

Les résultats obtenus dans cette étude sur le *Cosmarium* prouvent donc que dans l'action de la chaleur sur la réduplication on peut trouver un maximum, un optimum et un minimum.

IV

CLOSTERIUM

Les observations que je puis présenter ici quant à l'action de la chaleur sur la division cellulaire dans ce groupe, sont extrêmement réduites. Quant à la division et à la constitution même de l'Algue, il y a quelques points sur lesquels je voudrais attirer l'attention.

L'espèce principalement étudiée est une forme analogue à celle que présente le *Closterium Ehrenbergii*. J'ai également eu l'occasion de voir d'autres espèces, telles que *Closterium acerosum* et quelques formes voisines du *Closterium Leibleinii* et *Dianae*.

Les *Closterium* présentent, comme on sait, à chaque extrémité de la cellule, une vacuole qui contient un plus ou moins grand nombre de cristaux animés d'un fort mouvement.

Dans le cas général, cette vacuole est unique à chaque extrémité. Dans certains cas, j'ai pu en observer deux, disposées l'une au-dessus de l'autre, sans qu'il m'ait été possible de déterminer l'origine de cette seconde vacuole. La chlorophylle se trouve disposée en deux portions symétriques, séparées par un espace clair qui contient le noyau. Cet espace prend des aspects différents, suivant les espèces que l'on considère. Il faut naturellement prendre pour la comparaison des échantillons qui ont atteint leur complet développement, car, comme nous le verrons plus loin, pendant la division cet espace se modifie considérablement.

Le noyau des *Closterium* est du même type que celui des *Cosmarium* et des *Spirogyra*. Il est formé par une masse arrondie ou rectangulaire, contenant un gros nucléole central.

Le noyau n'emmagasine presque pas de substance colorante; le nucléole, au contraire, en est très avide et se teinte fortement, quel que soit le réactif qu'on lui présente.

Les meilleurs résultats de coloration ont été obtenus avec le carmin et la picro-nigrosine. Après avoir fixé l'Algue soit par l'alcool, ou mieux par l'acide chromo-acétique, on colore par le carmin, d'où, après lavage, on passe graduellement par les alcools de plus en plus concentrés, pour arriver à l'essence de girofle ou à l'huile de cajeput, et de là on porte l'Algue dans le baume de Canada. J'ai pu ainsi obtenir des préparations montrant fort bien la constitution nucléaire.

Cette constitution est d'ailleurs, d'après les observations que j'ai pu faire, la même que celle des autres Desmidiées, de beaucoup de Conjuguées et probablement aussi des Diatomées.

Dans les noyaux des *Mesocarpus*, *Zygnema*, *Zygogonium*, on retrouve toujours au milieu d'une masse claire un nucléole fortement coloré, très apparent [1].

Il est fort probable que l'on se trouve en présence, chez ces organismes, d'un noyau spécial, comme le veulent Carnoy et ses élèves.

Dans toutes les préparations durables que j'ai faites de ces *Closterium*, j'ai trouvé le noyau sous la forme décrite. Mais si l'on considère un *Closterium* vivant, il se présente souvent dans l'intérieur de la masse nucléaire des variations considérables.

C'est, je crois, le seul cas de variations qui ait été signalé. Le noyau de *Spirogyra* paraît présenter quelquefois des modifications analogues ; le professeur Errera a observé des changements dans l'état du nucléole chez ces Algues, mais n'a pas publié le résultat de ses observations.

Dans son travail sur la division du *Closterium*, Fischer [2] a décrit et figuré les variations du nucléole. J'ai moi-même pu voir des modifications analogues.

Dans le cas ordinaire, le nucléole est arrondi, mais dans d'autres, la masse centrale est granuleuse et de forme indéterminée. On l'observe même parfois sous l'état de petites sphérules, réunies ou séparées les unes des autres.

---

[1] Voyez pour le noyau : Gay, *Monographie locale des Conjuguées*, p. 14, fig. pl. I et 2.

Bulletin des séances de la Soc. belge de microscopie, t. VI, p. LXXI.

[2] Fischer, *Ueber die Zelltheilung der Closterien.* (Bot. Zeitung, 1883, n° 14.)

Le nombre de ces dernières peut aller en diminuant par la fusion de plusieurs d'entre elles. J'ai pu suivre plusieurs fois ces stades sur différents noyaux.

Chez le *Closterium acerosum*, le noyau se trouve disposé dans une portion centrale sphérique, et est entouré de toutes parts par la chlorophylle. Mais dans d'autres espèces, le noyau est libre, et dans ce cas il prend la forme que nous lui avons vue revêtir chez les *Cosmarium*, c'est-à-dire qu'il se présente sous l'aspect rectangulaire rattaché aux chromatophores par des tractus protoplasmiques. Si par une cause quelconque ces tractus se brisent, le noyau s'arrondit au centre de l'espace vide.

Dans les petites espèces du genre, et surtout chez celles fortement courbées, le noyau est beaucoup plus allongé, plus étiré. L'espace privé de chlorophylle est alors plus large, et la masse nucléaire souvent appliquée contre la membrane.

De la conjugaison, il n'y a pas grand'chose à dire : ce mode de reproduction a été fréquemment étudié. On sait qu'il a lieu entre deux cellules issues d'une division récente. J'ai pu l'observer chez deux espèces, *Cl. acerosum* et *Cl. Ehrenbergii*.

Chez ce dernier, le renflement qui se forme sur le côté interne de la fronde est avant la conjugaison encapuchonné dans une zone mucilagineuse.

Sous l'action de l'iodure de potassium ioduré, cette masse prend une coloration jaune-brun pâle. Dans la zygospore, les grains d'amidon, au lieu d'être comme dans la cellule répartis autour d'un pyrénoïde, sont disséminés dans toute la masse, qui prend ainsi sous l'action de l'iode une coloration bleue intense.

Je n'ai pu observer une division complète chez le *Closterium*. Il ne m'a été possible de suivre la réduplication qu'à partir du moment où le noyau est déjà divisé et la nouvelle cloison complètement terminée.

Fischer a décrit quelques phases qui précèdent cet état; il est fort probable que pour ce qui concerne le noyau et la membrane, les phénomènes se passent de la même façon que chez le *Cosmarium*.

Hauptfleisch a également étudié la division chez les Desmidiées (¹). Son travail porte surtout sur la structure de la membrane et sur la constitution de la gaine, plutôt que sur les phénomènes intimes de la division nucléaire et cellulaire.

Il y a cependant une phase que Fischer n'a pas signalée et qui paraît être préparatoire à la division : c'est le commencement de la fragmentation des chromatophores. J'ai observé souvent les masses de chlorophylle étranglées, le noyau se trouvant encore au milieu de la cellule. Le *Closterium* se trouvait ainsi sous l'aspect figuré planche II, figure 19.

Dans mes nombreuses cultures, je ne suis pas parvenu à suivre pendant assez longtemps une cellule pour savoir quel est le temps qui s'écoule entre le stade signalé plus haut et une des phases de division bien connues, ni pour pouvoir déterminer si un *Closterium*, se présentant sous cet aspect, continuera à manifester les autres phénomènes de réduplication. On trouve généralement dans les Algues à cet état une grande quantité de microsomes dans la zone transparente.

Focke (²) a, dans ses *Études physiologiques*, figuré un *Closterium* présentant le même aspect. Une structure analogue se remarque aussi chez le *Penium interruptum*.

Dans ses *Untersuchungen*, De Bary (³) nous dit à ce sujet : « Die Theilung des Inhalts geht der Querwandbildung lange vorher. Sobald die Trennung der beiden Tochterzellen beginnt, wachsen die abgestutzten Chlorophyllkörper ihrer einander zugekehrten Hälften mit der Wand zur Form der ausgebildeten Zelle heran. Mit Vollendung dieses Wachsthums ist die Vacuole in dem neugebildeten Ende sichtbar ».

Fr. Gay, dans sa *Monographie des Conjuguées*, a fait allusion à

(¹) Hauptfleisch, *Zellmembran und Hüllgallerte der Desmidiaceen*. Greifswald. 1888.

(²) Focke, *Physiologische Studien*, erstes Heft, pl. III, fig. 10.

(³) De Bary, *Loc. cit.*, p. 46 pl. V, fig. 1-4 ces cas particuliers, en exposant sommairement les différents modes d'accroissement des cellules après leur division (¹).

Une fois la membrane transverse achevée, le noyau voyage du centre de la figure vers les extrémités et vient se placer à l'endroit où a commencé l'étranglement du chromatophore. En même temps se font, au point de jonction des deux nouvelles cellules, un étranglement et une disjonction. Dans les deux bouts incolores, l'on aperçoit un fourmillement très actif des microsomes, et l'on voit apparaître bientôt la vacuole terminale.

Je n'ai pu suivre cette apparition, mais il m'a paru qu'elle naissait autour de cristaux au sein du protoplasme, et non d'une fragmentation d'une vacuole préexistante. Les vacuoles primitives sont restées sans changement aux sommets des cellules.

Pendant que se passent ces différenciations, la masse de chlorophylle continue à s'étrangler, et le noyau reprend petit à petit une position centrale, telle que celle qu'il possédait dans la cellule mère.

A une température variant entre 16° et 17° C., la division demande, à partir du moment où la cloison est formée et le noyau situé dans l'étranglement, jusqu'au stade où les deux cellules se séparent, deux heures et vingt minutes.

Mais à cet état, le noyau n'a pas repris sa position centrale. Il m'a fallu deux heures cinquante minutes à trois heures cinquante minutes d'observation, pour voir reprendre par le noyau sa situation médiane. Cette durée est très variable, elle diffère même entre les deux cellules issues d'un même *Closterium*.

Fischer a déterminé des durées, mais elles se rapportent à la croissance de la cellule même. Quelques données cependant sont signalées dans son travail, pour la phase qui s'écoule entre la constitution de la membrane et l'état arrondi des jeunes extrémités cellulaires. Mais ces durées ne se rattachent pas entre elles, ni à celles que j'ai eu l'occasion de déterminer. Il n'est d'ailleurs pas fait

---

(¹) FR. GAY. *Essai d'une monographie locale des Conjuguées*, pp. 23-24.

mention des températures auxquelles les observations de l'auteur ont été faites.

Quelles sont les conclusions que nous pouvons tirer de l'exposé des expériences précédentes ?

Comme pour les autres phénomènes physiologiques, l'action de la chaleur est manifeste dans la division nucléaire ou cellulaire.

Nous avons vu qu'au-dessous d'une certaine température, le phénomène ne s'accomplit pas, du moins dans sa totalité; nous avons trouvé un point pour lequel le phénomène s'accomplit le mieux et, enfin, un point au-dessus duquel la chaleur empêche la marche régulière de la caryocinèse ou de la division cellulaire.

Pour le *Spirogyra*, étudié dans les conditions signalées plus haut, l'optimum se trouve vers 12°; pour le *Tradescantia virginica* (forme décrite plus haut), il se trouve entre 45°-46° C., très proche du maximum, et pour le *Cosmarium* vers 24°.

En outre, on voit que ces points varient d'une plante à l'autre, les exemples qui ont servi aux expériences nous le prouvent. Il est vrai que, de prime abord, ce fait était à prévoir, les conditions de milieu dans lesquelles ces plantes végètent étant totalement différentes.

Ces premières recherches sont nécessairement encore incomplètes, mais la difficulté de l'expérimentation est également fort grande. Chez le *Spirogyra* et le *Cosmarium*, le temps demandé par une division est très long, et aux températures basses il est presque impossible de suivre une division complète; chez le *Tradescantia*, la division n'a pu être suivie que pendant les mois d'été.

La durée de la division nucléaire et cellulaire est donc en dépendance directe des facteurs suivants : 1° espèce, 2° température.

La lumière n'a aucune action directe sur le phénomène dans les cas étudiés.

Je ne puis terminer cet exposé sans remercier le professeur

L. Errera. C'est dans son laboratoire que les expériences qui ont servi de base à la rédaction de ce travail ont été entreprises, et c'est grâce aux conseils qu'il n'a cessé de me donner, que j'ai pu commencer l'étude de l'action de la chaleur sur la division du noyau.

Novembre 1890.

Laboratoire d'anatomie et de physiologie végétales
de l'Université libre de Bruxelles.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I.

FIG. 1-12. — Phases différentes d'un même noyau de *Spirogyra*, prises sur le vif.

FIG. 13-19. — Phases différentes d'un même noyau de *Tradescantia*, prises sur le vif.

OBS. — La figure 13 représente la phase à partir de laquelle je compte le commencement de la division.

FIG. 20. — Noyau de *Tradescantia* au repos, dans une cellule adulte.

PLANCHE II.

Fig. 1-18. — Cosmarium.

FIG. 1-7. — Phases successives de la division du *Cosmarium*, observées sur le vivant.

FIG. 8-10-13. — Formes anomales dues à la réduplication.

FIG. 9. — *Cosmarium* encore réunis, entrant en division.

FIG. 14. — Noyau de l'Algue encore au repos, dans l'isthme déjà agrandi.

FIG. 15. — Masse nucléaire transformée, montrant des masses de substance colorable à l'équateur.

FIG. 16. — *Cosmarium* coloré par le carmin après fixation par le liquide de Kleinenberg ; au centre, le noyau avec son nucléole.

FIG. 17. — Hémisomate contenant encore la chlorophylle, vu par la partie supérieure.

FIG. 18. — *Cosmarium*, vu de profil.

Fig. 19-39. — Closterium.

FIG. 19. — *Closterium*, présentant les deux chromatophores échancrés.

FIG. 20-21. — Stades de la conjugaison.

FIG. 22. — Zygospore, avec zone mucilagineuse.

FIG. 23-26. — Phases successives de la réduplication.
FIG. 23. — 8 h. 30 m. entre 16°-17°; *n*, *n*, sont les noyaux.
FIG. 24. — 9 h. 20 m. — —
FIG. 26. — 10 h. 10 m. — —

FIG. 27. — Noyau voyageant vers le centre de la cellule.

FIG. 28. — Le même arrivé au milieu du *Closterium ;* les deux masses de chlorophylle sont complètement séparées.

FIG. 29-31. — Formes présentées par le noyau dans différentes espèces de *Closterium.*

FIG. 32. — Extrémité de la cellule du *Closterium acerosum* présentant deux vacuoles superposées.

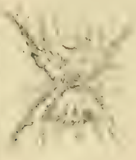
FIG. 33-34. — Noyaux à nucléole granuleux et irrégulier.

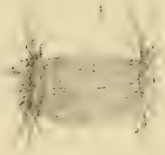
FIG. 35-38. — Transformations successives subies par le nucléole, fig. 35 à 10 h.; fig. 36 à 11 h.; fig. 37 à 11 h. 30 m.; fig. 38 à 11 h. 45 m.

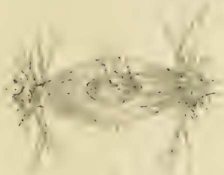
FIG. 39. — Noyau à nucléole formé de trois masses.

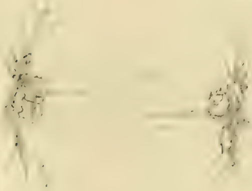
ERRATA

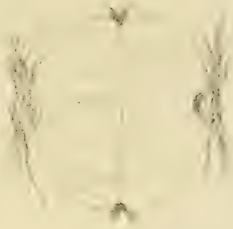
OBSERVATION. — Graphique tableau IX. Quelques erreurs sont passées inaperçues dans les lignes *a* et *b*, mais ces erreurs ne modifient pas fortement l'allure de la courbe.

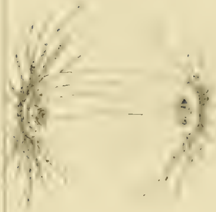

3.

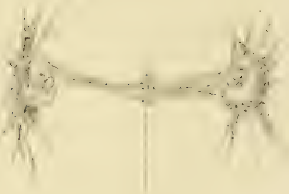

4

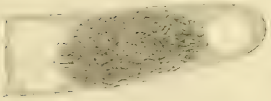

5.

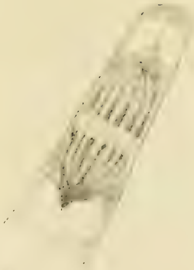

7

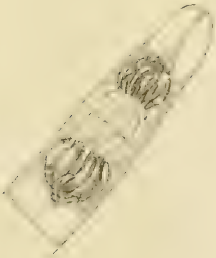

8.

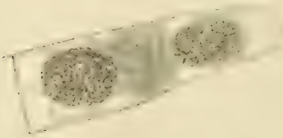

10.

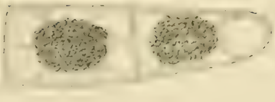

11.

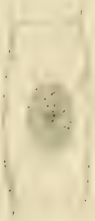

13.


14.

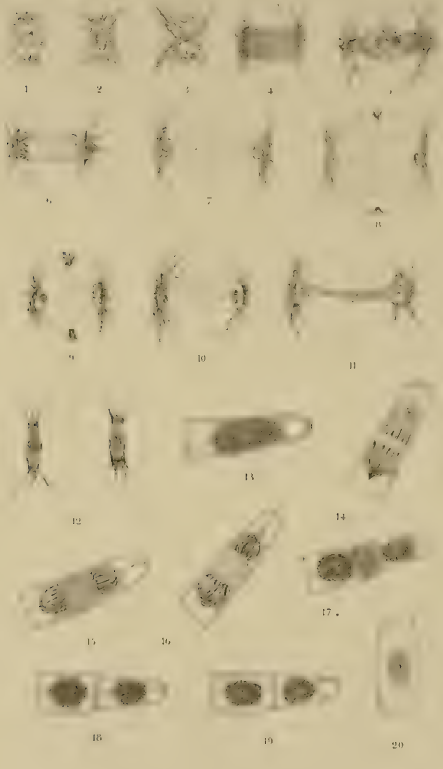

16.


17.


19.


20.

A Hacha lith.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20

E. De Wildeman ad nat. del.

A. Hacha lith.

12

13

14

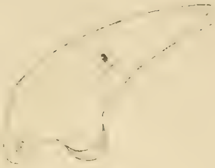
15

16

17.

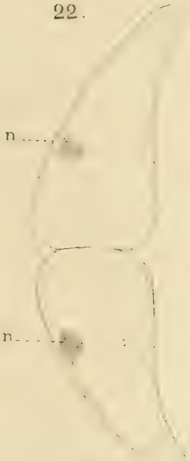
18

19


20.

21.

22.

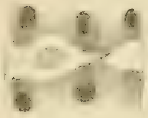


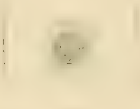
23.

24.

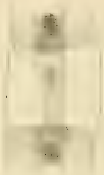
25

26.


27.

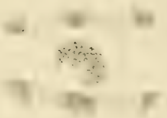

28.

29.


30.

31.

32


33

34.

35

36.

37.

38

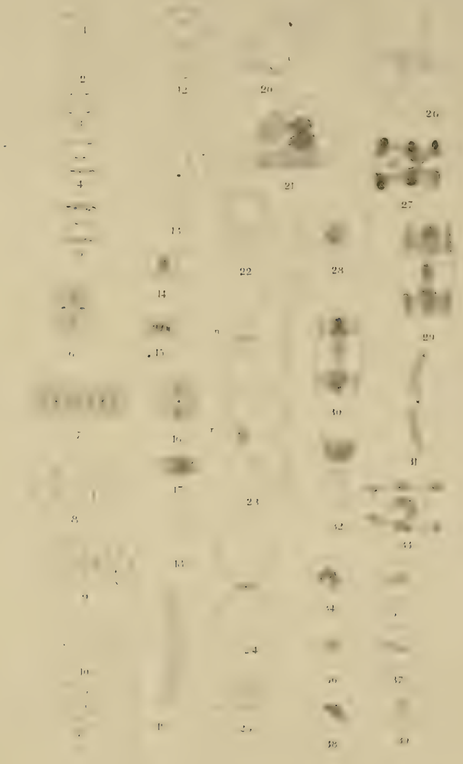
39.

A Hacha lith.

Recueil de l'Institut Botanique de Bruxelles T. III

Pl. II.

E. De Wildeman.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39

E. De Wildeman ad nat. del.

[illegible] lith.

LA
CICATRISATION CHEZ LES VÉGÉTAUX

PAR

JEAN MASSART (¹)

SOMMAIRE.

Considérations générales. 401
I. — THALLOPHYTES 402
  A. Cœloblastes. 402
  B. Algues filamenteuses 403
    α) Algues à rameaux libres 403
    β) Algues à rameaux juxtaposés en une lame continue. . . . 405
  C. Algues a thalle massif 407
    α) Floridées à thalle peu complexe. 407
    β) Floridées et Phéophycées à thalle épais 409
      1. Cicatrisation simple 410
      2. Cicatrisation avec régénération 413
  D. Champignons (y compris les Lichens). 415
II. — BRYOPHYTES ET PTÉRIDOPHYTES 421
  1. Cicatrisation nulle 421
  2. Cicatrisation par épaississement des parois 422

(¹) Ce travail a paru dans les *Mémoires couronnés et autres Mémoires* publiés par l'Académie royale de Belgique, t. LVII, 1898.

3. Cicatrisation par courbure des parois 423
4. Cicatrisation avec réparation 425
5. Cicatrisation par cloisonnement cellulaire 425

III. — PHANÉROGAMES 426
1. Phénomènes qui accompagnent le début de la réaction 428
α) Agrandissement des cellules 430
β) Amincissement des parois 432
γ) Disparition de l'amidon et des plastides 432
δ) Segmentation des cellules 433
2. Propagation de l'excitation traumatique 436
3. Comblement des lacunes 440
4. Influence des facteurs externes et internes sur le début de la réaction cicatricielle 443
I. Facteurs externes 443
II. Facteurs internes 447
α) Influence de la spécificité des cellules sur la faculté de réagir. 447
β) Influence de l'âge des cellules sur la faculté de réagir . . . 449
γ) Influence de la spécificité des cellules sur la vitesse de la réaction 451
5. Sort final des cellules cicatricielles 452
α) Influence des facteurs internes 453
β) Influence des facteurs externes 454
γ) Destinée des cellules profondes 458
δ) Action lointaine de l'excitation traumatique 460

IV. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS. 461
BIBLIOGRAPHIE 463

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

Lorsque les couches superficielles d'un animal ont subi quelque injure, la formation d'une nouvelle surface externe est toujours accompagnée d'inflammation, c'est-à-dire d'un processus qui implique, d'après les idées de beaucoup de physiologistes et en particulier de Metchnikoff (**92**), une abondante immigration de cellules mobiles vers le foyer de la lésion.

L'absence complète de cellules mobiles chez les végétaux doit nécessairement donner à leurs phénomènes de cicatrisation un cachet tout différent. Ici se sont les cellules *in situ*, les cellules profondes mises à nu par la blessure, qui doivent se modifier pour se transformer elles-mêmes en cellules superficielles. Quelque spécialisées que fussent leurs fonctions habituelles, les éléments profonds, devenus superficiels, ont maintenant à former une barrière capable de défendre les tissus contre les causes de destruction du dehors, capable aussi de séparer les portions saines de celles qui ont été tuées par le traumatisme.

Souvent la lésion a enlevé une grande portion de l'organe, et dans certains cas le point végétatif lui-même a été amputé. Il s'agit alors non seulement de cicatriser la plaie, mais de réparer complètement le dommage qu'a subi l'organisme. Les deux processus sont en général distincts chez les plantes supérieures ; chez les Thallophytes, au contraire, ils se pénètrent l'un l'autre, et les mêmes cellules profondes qui vont devenir cellules superficielles ont en outre la faculté de se développer davantage et de régénérer le membre perdu.

C'est donc chez les Thallophytes seules que nous aurons à étudier, en même temps que la cicatrisation, le processus qui conduit à la réparation intégrale de l'organe lésé. Partout ailleurs, nous nous contenterons d'examiner les modifications cellulaires qui accompagnent la formation des nouvelles assises limitantes.

Dans la rédaction définitive de ce travail, j'ai légèrement modifié le texte original, de façon à rencontrer les critiques formulées par Errera dans le rapport qu'il a publié sur ce mémoire (¹).

Mes expériences sur la cicatrisation ont été commencées en 1892, à l'Institut botanique de Leipzig. Depuis lors, elles ont été continuées à Bruxelles et dans divers laboratoires étrangers, surtout à Wimereux (France), à Buitenzorg et Tjibodas (Java). Je suis heureux de pouvoir remercier cordialement Pfeffer, Giard et Treub, ainsi que les nombreux botanistes qui m'ont procuré des matériaux pour mes recherches.

I. — THALLOPHYTES.

Chez ces plantes, la réaction cicatricielle dépend presque uniquement de la structure du thalle. Tous les Cœloblastes se conduisent de la même façon, que ce soient des Myxomycètes, des Siphoninées ou des Mucorinées. Toutes les Algues filamenteuses (Chlorophycées, Phéophycées ou Floridées) réagissent également d'une manière analogue. Les Algues à thalle massif (Phéophycées et Floridées) forment un troisième groupe. Enfin nous étudierons les Champignons et les Lichens.

A. Cœloblastes. — Lorsqu'un Cœloblaste est blessé, la couche hyaloplasmatique limitante se reforme immédiatement. D'après des recherches de Hanstein (**72**) et de Strasburger (**76**, p. 416) cités par H. de Vries (**85**), la surface mise à nu (d'un *Vaucheria*) ne se recouvre d'une nouvelle couche limitante et d'une nouvelle membrane que si elle possédait au moins une portion de l'hyaloplasme

---

(¹) *Bulletins de l'Académie royale de Belgique*, 3ᵉ série, t. XXXII, nº 12, décembre 1896.

primitif. Klemm (**94**, pl. V, fig. 3) a vu également que sur un filament coupé de *Derbesia* (Siphoninée), les lèvres de la plaie cytoplasmique se rapprochent jusqu'à la complète occlusion de la blessure.

Il n'en est pas de même pour les Myxomycètes. Chez eux, Pfeffer (**90**, p. 123, pl. II, fig. 4) a vu la nouvelle couche d'hyaloplasme naître sur place, aux dépens du cytoplasme granuleux. Je puis confirmer ces observations, que j'ai eu l'occasion de refaire sur le *Fuligo septica* et sur le *Chondrioderma difforme*.

B. Algues filamenteuses. — Parmi les Algues dont les cellules sont simplement placées bout à bout pour former des filaments, je n'ai observé de phénomènes cicatriciels que chez celles qui peuvent se ramifier; encore avons-nous affaire plutôt à de la réparation qu'à de la cicatrisation proprement dite.

Chez les Cyanophycées, et parmi les Algues vertes, chez les Conjuguées, il n'existe pas à proprement parler de réaction cicatricielle. Les cellules lésées meurent, tandis que leurs voisines continuent à vivre et à se diviser normalement. On peut à peine considérer comme une réaction cicatricielle le bombement tardif de la membrane transversale mise à nu par le traumatisme. Peut-être est-il permis de parler de cicatrisation à propos des protoplastes de *Spirogyra* que Klebs (**88**) sépare de la membrane par la plasmolyse et qui s'entourent d'une nouvelle membrane.

Dans les Algues à filaments ramifiés, la réaction s'opère différemment suivant que les filaments sont isolés les uns des autres, ou qu'ils se touchent latéralement pour constituer un thalle membraneux.

α) Algues à rameaux filamenteux libres : *Cladophora*, *Trentepohlia*, rameaux fertiles de *Cephaleuros* (fig. 1), *Ectocarpus*, *Antithamnion* (fig. 2). *La cellule lésée meurt; la cellule sous-jacente émet un rameau latéral.*

Chez l'*Antithamnion* sp., les rameaux formés après lésion (fig. 3A) se distinguent aisément des rameaux normaux (fig. 3B), en ce que la cloison la plus inférieure ne se trouve pas contre la cellule du filament principal.

Les filaments fertiles, portant les zoosporanges à crochet, du *Cephaleuros parasiticus* (1), présentent très souvent une ramification qui se rapproche un peu de celle que nous étudions ici. Après que le renflement terminal du filament a produit un certain nombre de zoosporanges, il se flétrit et meurt; mais auparavant il a donné une branche latérale qui s'accroît et se renfle à son tour (fig. 1C*z* et A*z*).

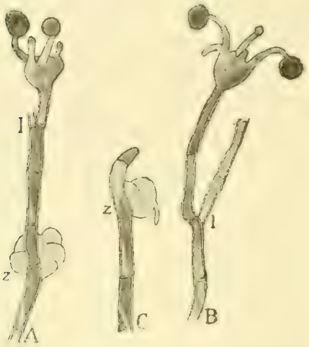


Fig. 1. — Rameaux fertiles de *Cephaleuros parasiticus*. (Récoltés au jardin botanique de Buitenzorg, à Java.) 315/1. — I = point lésé; *z* = renflement d'un rameau, qui a proliféré après avoir produit des zoosporanges.

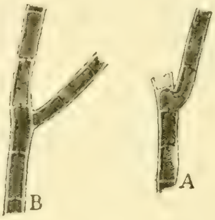


Fig. 2. — Rameau lésé (A) et rameau normal (B) d'*Antithamnion* sp. (Récoltés à Wimereux.) 190/1.

Le *Griffithsia setacea* se conduit différemment : d'après ce que m'a montré le professeur Giard pendant un séjour que je faisais au laboratoire de Wimereux, la cellule sous-jacente à la cellule lésée pousse un prolongement dans la cavité de cette dernière. Lorsqu'une cellule meurt dans la continuité d'un filament, les deux voisines s'accroissent à la fois et se rencontrent environ à mi-chemin. Je n'ai pas pu étudier en détail ce phénomène (2).

---

(1) C'est M. De Wildeman qui a attiré mon attention sur cette Algue.

(2) Un fait analogue se présente pour les zoosporanges des Saprolégniinées et pour la cellule terminale des Sphacélariacées : voir le travail de Th. Geyler (**66**, pl. XXXV, fig. 6).

β) Algues à filaments juxtaposés en une lame continue : *Phycopeltis* (fig. 3 à 6), *Coleochaete scutata*, *Melobesia Lejolisii*.

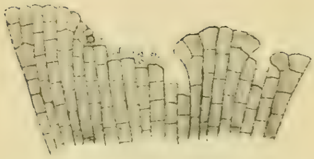


FIG. 3. — Portion d'un thalle de *Phycopeltis Treubii* qui a été blessé à la périphérie. (Récolté dans la forêt de Tjibodas, à Java.) 190/1.

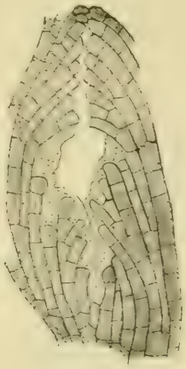


FIG. 4. — Portion d'un thalle de *Phycopeltis Treubii* dont la lésion marginale est en voie de réparation. (Récolté dans la forêt de Tjibodas, à Java.) 190/1.

Le filament dont la cellule terminale est morte cesse de s'allonger; les filaments voisins s'accroissent et se ramifient davantage. Le rameau lésé ne réagit pas, mais l'excitation se transmet aux rameaux les plus proches.

La figure 3 montre comment les choses se passent. Le bord du thalle a été lésé en deux points. Les rameaux restés intacts ont seuls continué à croître; quant aux cellules distales des filaments atteints, elles accusent tout au plus un léger bombement de la cloison terminale.

Dans la figure 4, on voit une portion de thalle qui a subi une destruction plus profonde. Ici encore les filaments lésés ont arrêté leur croissance, tandis que les branches voisines, fortement ramifiées et conniventes, ont en partie comblé la lacune.

Il en est de même lorsque la cellule terminale se désorganise, non sous l'influence d'une cause externe, mais après qu'elle s'est transformée totalement en ce zoosporange. Les rameaux contigus au filament décapité se recourbent de part et d'autre.

La figure 4 montre un fait intéressant : c'est que la croissance d'un filament peut être enrayée, non seulement par la destruction accidentelle ou normale de sa cellule terminale, mais aussi par le simple fait que sa pointe touche une autre cellule vivante du *Phycopeltis*.

Pour que la croissance s'arrête, il ne faut même pas que les filaments qui se touchent appartiennent à un même individu. La figure 5 représente un grand thalle de *Phycopeltis* qui a touché un thalle beaucoup plus jeune : les filaments qui viennent butter contre ce dernier ont cessé de s'allonger, tandis que les portions latérales, abondamment ramifiées, auront bientôt englobé le petit individu.

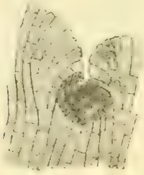


Fig. 5. — Portion d'un thalle de *Phycopeltis Treubii* qui touche un individu plus petit. (Récolté dans la forêt de Tjibodas, à Java.) 190/1.

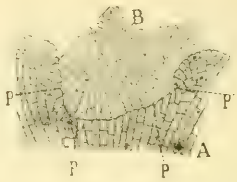


Fig. 6. — Portion d'un thalle de *Phycopeltis Treubii* (A) qui a touché un individu plus petit (B). (Récolté dans la forêt de Tjibodas, à Java.) 190/1. — (Pour l'explication des lettres, voir dans le texte.)

Dans la figure 6, on voit que l'arrêt de croissance est définitif et, en outre, qu'il n'est déterminé que par des cellules vivantes de *Phycopeltis*. Voici comment les choses se sont probablement passées : le thalle A a rencontré le thalle B alors que celui-ci était encore vivant ; le premier contact s'est opéré entre les points *p* — *p*. Les filaments voisins se sont ramifiés et, à leur tour, se sont buttés contre le thalle B. Lorsque l'individu A était arrivé aux points *p'*, *p'*, le thalle B est mort. Les rameaux arrêtés ne se sont pas remis à croître ; mais, dès ce moment, les filaments encore vierges de tout contact et ne rencontrant plus d'obstacle vivant ont empiété sur le thalle B et sont en train de le recouvrir.

Tout au contraire d'une lutte pour l'existence, il semble que nous assistions ici à une entente fraternelle entre les divers filaments d'un même individu, et même entre individus différents, chacun évitant avec soin de recouvrir ses voisins, afin de ne pas leur enlever la lumière. Rien ne serait plus facile à ces rameaux que d'empiéter sur leurs voisins et de leur couper la lumière. S'ils ne le font pas, c'est sans doute parce que l'organisme trouve plus d'avantages à arrêter le développement des parties qui se trouveraient en conflit avec d'autres, quitte à activer la croissance et la ramification des filaments mieux situés.

J'ai fréquemment observé des phénomènes analogues chez le *Coleochaete scutata* et chez le *Melobesia Lejolisii.*

C. ALGUES A THALLE MASSIF. — La plupart des Floridées et des Phéophycées. *Les cellules profondes, mises à nu, se multiplient; les cellules filles prennent tous les caractères de cellules superficielles normales.*

α) Considérons d'abord quelques Floridées dont le thalle est peu complexe : les *Delesseria*, d'une part; les *Polysiphonia* et les *Ceramium,* de l'autre.

Chez les *Delesseria,* le thalle n'est massif qu'au niveau de la nervure médiane; la plus grande partie des lobes est formée d'une seule couche de cellules. Lorsque le thalle est lésé, les cellules dont les parois latérales sont mises à nu se divisent activement et donnent de petits éléments, en tout semblables à ceux qui occupent le bord normal du thalle (fig. 7). Si la blessure intéresse la nervure, ses longues cellules se conduisent de même.

Toute meurtrissure un peu importante du thalle provoque encore une autre réaction : au niveau de la lésion, on voit une ou plusieurs cellules proliférer fortement et former un point végétatif.

Chez le *D. Hypoglossum*, c'est toujours des cellules de la nervure que procèdent les nouveaux points végétatifs, même dans les cas où l'incision marginale du thalle ne s'étend pas jusqu'à la nervure (fig. 7). L'excitation traumatique doit dans ces cas se propager à travers des cellules intactes et qui ne réagissent en aucune façon.

Au contraire, chez le *D. alata*, toutes les cellules peuvent donner naissance à un point végétatif. La cicatrisation se fait exactement comme dans l'autre espèce (par multiplication cellulaire avec réduction de la taille des cellules filles) ; mais, en outre, quelques-unes des cellules marginales se divisent plus rapidement et donnent autant de points végétatifs. Si la nervure a été atteinte, c'est principalement à son niveau que se forment les nouveaux sommets ; quand la lésion n'intéresse que les bords du thalle, les points végétatifs naissent le long de la plaie, de préférence vers le fond (fig. 8).

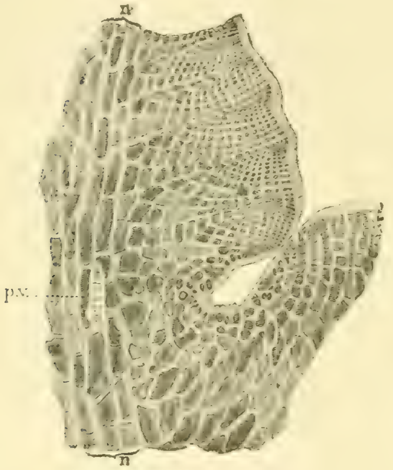


FIG. 7. — Portion d'un thalle de *Delesseria Hypoglossum* qui a été blessé sur son bord. *n* = cellules superficielles de la nervure; *p. v.* = nouveau point végétatif. (Récolté à Wimereux.)

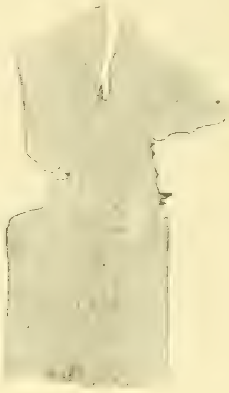


FIG. 8. — Portion de thalle de *Delesseria alata*. Il a subi deux blessures latérales qui ont toutes deux déterminé la formation de points végétatifs. Dans la bifurcation, un point végétatif normal. (Récolté à Wimereux.) 41/1.

Les branches des *Ceramium* et des *Polysiphonia* se composent d'une file unique de cellules axiles et d'un revêtement plus ou moins continu de cellules assimilatrices (fig. 9C).

Lorsque le sommet d'une branche est amputé, les réactions cicatricielles proprement dites sont peu accusées : les cellules assimilatrices se multiplient et recouvrent la surface dénudée (fig. 10).

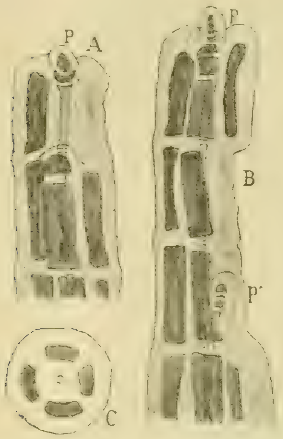


Fig. 9. — A et B, rameaux de *Polysiphonia sanguinea* qui ont été privés de leur pointe. De nouveaux points végétatifs se forment au sommet (*p*) ou au-dessous du sommet (*p'*); C, coupe transversale schématique d'un rameau. (Récolté à Wimereux.) 190/1.

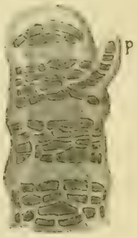


Fig. 10. — Rameau de *Ceramium diaphanum* dont le sommet a été enlevé. Un nouveau point végétatif (*p*) se forme aux dépens d'une cellule corticale. (Récolté à Wimereux.) 315/1.

Plus importante est la régénération du point végétatif. Chez les divers *Polysiphonia* que j'ai étudiés (*P. sanguinea*, *P. atrorubescens*, *P. nigrescens*), c'est la cellule axile qui seule est capable de se développer en un nouveau sommet aussi bien lorsque l'axe a été coupé (fig. 9A, *p* et 9B, *p*) que dans les cas où rien que la couche assimilatrice avait été entamée (fig. 9B, *p'*).

Il en est tout autrement chez les *Ceramium diaphanum* et *C. rubrum*. Ici la réparation du sommet amputé s'opère toujours aux dépens d'une cellule assimilatrice (fig. 10).

β) Les Algues dont le thalle est composé en tous ses points de plusieurs assises cellulaires, peuvent être divisées à notre point de vue en deux groupes : celles qui cicatrisent simplement leurs plaies sans y produire de points végétatifs, et celles dont la cicatrisation s'accompagne d'ordinaire de la formation de nouvelles initiales.

1. Dans le premier groupe nous étudierons, en fait de Floridées, le *Plocamium coccineum* et le *Rhodymenia palmata*, et parmi les Algues brunes, les *Laminaria* et l'*Himanthalia lorea*.

Les cellules profondes (médullaires) sont à peu près incolores. Dans le thalle des deux Floridées, elles sont très larges, surtout chez le *Rhodymenia* (fig. 11) et sensiblement isodiamétriques; chez les Phéophycées, elles sont très allongées.

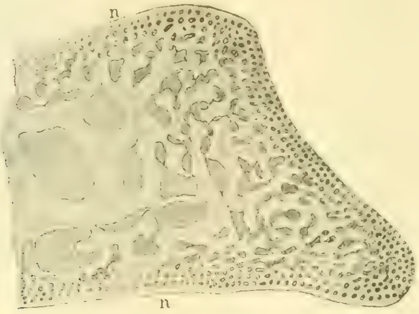


Fig. 11. — Coupe transversale d'un thalle de *Rhodymenia palmata*, au niveau d'une blessure. (Récolté à Wimereux.) — *n* = la surface normale. 190/1.

La surface du thalle est occupée par une ou plusieurs assises de cellules très riches en chromoplastes. Ces éléments sont arrondis chez le *Rhodymenia* (fig. 11), polyédriques chez les *Plocamium*, *Himanthalia* et *Laminaria* (fig. 13 et 14).

La cicatrisation suit toujours la même marche, quelle que soit l'importance de la lésion ou son siège : que ce soit une minime éraflure, une plaie pénétrante ou une coupure traversant l'organe d'outre en outre; qu'elle atteigne le thalle aplati du *Rhodymenia* (fig. 11) ou les fines branches du *Plocamium*, le stipe arrondi des *Laminaria* (fig. 14) ou leur large limbe (fig. 12), le petit disque végétatif de l'*Himanthalia* ou ses lanières fertiles, — la surface dénudée se revêt d'une couche de tissu assimilateur. Ces cellules naissent sur place par le cloisonnement répété des cellules médullaires.

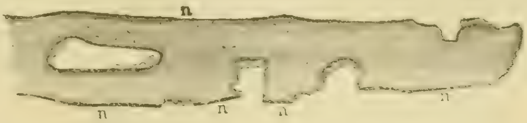


Fig. 12. — Portion de limbe de *Laminaria digitata*, avec des lésions multiples. (Récolté à Wimereux.) — *n* = la surface normale. 31/1.

La direction de la blessure n'a aucune influence sur la multiplication cellulaire ni sur les caractères des nouveaux éléments formés. La figure 15 représente une coupure qui a mis à nu les faces transversales des cellules; dans la figure 13, ce sont les faces superficielles; dans la figure 14, les faces profondes; dans la figure 12, les divers cas se trouvent réunis.

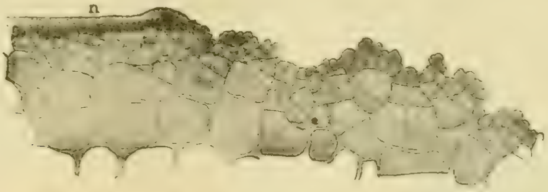


Fig. 13. — Coupe transversale du limbe blessé et en voie de cicatrisation de *Laminaria digitata*. (Récolté à Wimereux.) 315/1. — *n* = la surface normale.

La réparation suit de près le traumatisme. La figure 15 montre une portion de limbe de *Laminaria saccharina* qui a été coupée en travers à Wimereux (1), le 18 août 1892, et récoltée le 3 octobre de la même année.

Il n'est pas rare chez le *Rhodymenia* et le *Laminaria saccharina* que les cellules périphériques se multiplient plus vite que les cellules médullaires. Ce phénomène ne s'observe pas uniquement quand le thalle est coupé en travers, mais encore et surtout lorsqu'il porte un grand nombre d'écorchures peu profondes. J'ai vu des thalles de *Rhodymenia* avec de nombreuses petites blessures, dont l'épaisseur était plus que doublée.

---

(1) Tous mes matériaux d'Algues marines ont été récoltés pendant des séjours que j'ai faits au laboratoire de Wimereux, en 1892 et 1893.

Chez le *Laminaria digitata*, il se produit normalement des lésions qui se cicatrisent de la même façon que les blessures accidentelles. On sait en effet que la segmentation du limbe est due, non à une ramification primitive, mais à l'apparition après coup de déchirures qui s'étendent progressivement jusqu'aux bords du limbe. Les thalles se développent en avril-mai et déjà en juillet les parois de ces fissures ont pris les caractères de la surface normale.

Chez les deux *Laminaria*, le traumatisme exerce encore une action plus lointaine et plus tardive. Dans le voisinage de toute lésion, quelque légère qu'elle soit, le limbe a perdu la faculté de donner naissance à des cellules reproductrices. Et cette stérilité locale s'observe aussi bien le long des déchirures qui découpent le limbe du *L. digitata* qu'auprès des blessures accidentelles. Rien de semblable n'existe chez l'*Himanthalia lorea* ni chez les diverses Fucacées que nous allons maintenant passer en revue : lorsqu'un

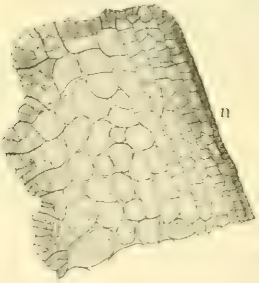


Fig. 14. — Coupe transversale d'un lambeau partiellement détaché sur le stipe de *Laminaria digitata*. 315/1. — *n* = la surface normale.

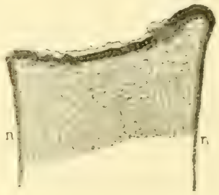


Fig. 15. — Coupe transversale du limbe de *Laminaria saccharina*, blessé le 18 août 1892, récolté le 3 octobre 1892. (Expérience faite à Wimereux.) 61/1. — *n* = la surface normale.

jeune conceptacle est lésé, la portion restée indemne se développe de façon normale et forme des cellules sexuelles.

2. Voyons maintenant les Algues chez lesquelles on observe, lors de la cicatrisation, un développement exagéré de certains groupes de cellules, amenant ainsi la production de points végétatifs à la surface de la plaie. Ce sont, parmi les Floridées, le *Polyides lumbricalis*, le *Gigartina mamillosa* et le *Chondrus crispus*; parmi les Phéo-

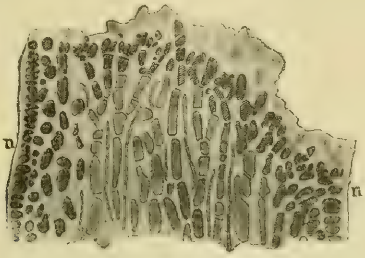


FIG. 16. — Coupe longitudinale d'un rameau de *Pelvetia canaliculata*, blessé le 18 août 1892, récolté le 10 janvier 1893. (Expérience faite à Wimereux.) 128/1. — *n* = la surface normale.

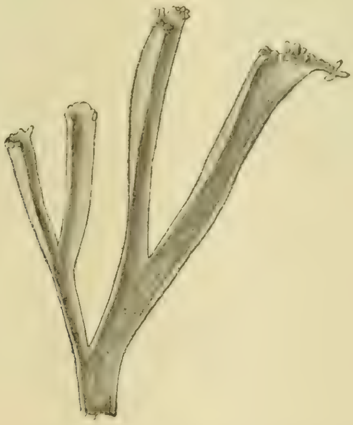


FIG. 17. — Rameaux de *Pelvetia canaliculata*, blessé le 18 août 1892, récoltés le 10 janvier 1893. Bourgeonnement des plaies. (Expérience faite à Wimereux.) 4/1.

phycées, les *Fucus*, le *Pelvetia canaliculata*, l'*Halidrys siliquosus* et l'*Ascophyllum nodosum*.

Dans ses traits essentiels, la cicatrisation s'accomplit de la même façon que chez les espèces que nous avons étudiées dans le chapitre précédent : les grandes cellules médullaires se segmentent en des cellules courtes, arrondies ou polyédriques, chargées de chromoplastes (fig. 16).

Quant aux points végétatifs, ils naissent sur toute l'étendue de la plaie chez les Floridées ainsi que chez le *Pelvetia* (fig. 17), l'*Halidrys* ([1]), l'*Ascophyllum*, les *Fucus vesiculosus* (fig. 18) et *F. platycarpus*, tandis que le *F. serratus* (fig. 19) n'en forme que sur la

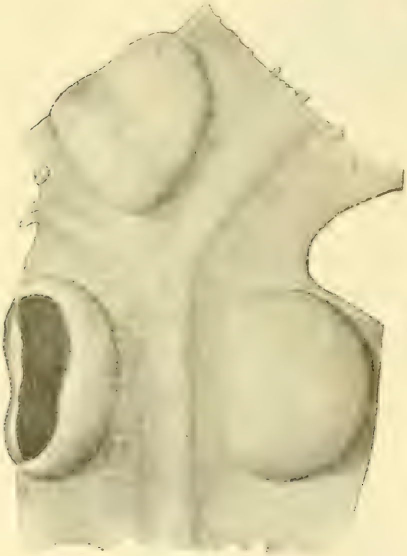


Fig. 18. — Rameau blessé de *Fucus vesiculosus* (forme du fond). (Récolté à Wimereux.) 4/1.

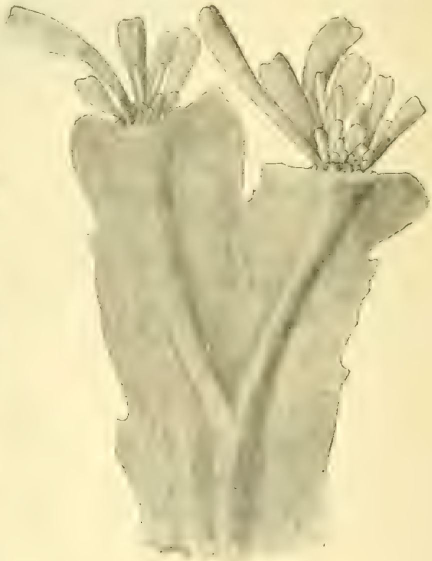


Fig. 19. — Rameau blessé de *Fucus serratus*. (Récolté à Wimereux.) 4/1.

---

[1] Les bourgeons d'origine traumatique sont rares chez cette plante.

nervure. Ajoutons toutefois qu'il n'apparaît de nouveaux bourgeons chez les *Fucus vesiculosus* et *F. platycarpus* que si l'entaille intéresse la nervure.

Mais même chez les Fucacées où des bourgeons naissent en tous les points de la plaie, il est certains organes qui n'en donnent jamais. Ce sont les flotteurs. A l'état normal, la cavité de ces organes est tapissée par de grandes cellules pauvres en plastides. Les cloisons transversales des flotteurs de l'*Halidrys* (fig. 21 et 22) sont formées de cellules analogues.

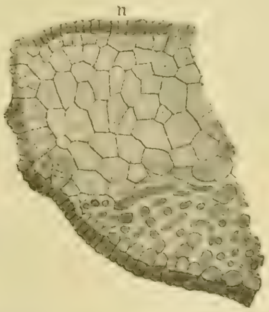


FIG. 20. — Coupe transversale d'une plaie (en voie de réparation) faite à un flotteur de *Fucus vesiculosus*. — *n* = la surface extérieure normale. (Récolté à Wimereux.) 128/1.

Mais qu'un accident ouvre l'un de ces flotteurs et permette à l'eau de mer d'y pénétrer, et aussitôt les cellules des couches internes se divisent pour donner des cellules assimilatrices semblables à celles qui revêtent la périphérie de l'organe. Chez les *Fucus* (fig. 20) et l'*Ascophyllum*, toute la surface du flotteur se garnit ainsi de cellules colorées. Chez l'*Halidrys*, au contraire, il n'y a en général qu'une seule loge qui soit mise en communication avec l'eau de mer et la réaction cicatricielle ne s'opère que dans la loge ouverte, aussi bien sur les cloisons transverses qu'à l'intérieur des parois latérales (fig. 21 et 22).

D. CHAMPIGNONS, Y COMPRIS LES LICHENS. — Chez ces plantes, de même que chez les Algues à thalle massif, les surfaces mises à nu se revêtent d'une couche analogue à celle qui les recouvrait au début.

La structure des Champignons est toujours nettement filamenteuse. Toute blessure aura donc pour effet de couper un nombre plus ou moins considérable de filaments. Souvent les hyphes enchevêtrées forment un ensemble massif, comme chez la plupart des Basidiomycètes et des Ascomycètes. Beaucoup de Basidiomycètes à carpophore temporaire régénèrent facilement les couches superficielles enlevées. On le voit sans peine sur les chapeaux de *Russula nigricans* où la couche supérieure est formée d'hyphes noires, et sur le stipe de *Clitocybe nebularis* où la surface est occupée par des filaments beaucoup plus fins et plus embrouillés que dans les régions profondes. L'hyménium peut, lui aussi, se régénérer. Ainsi, on observe fréquemment que les surfaces des érosions (dues à des limaces) dans l'hyménium de *Boletus edulis* se recouvrent complètement d'une couche basidifère.

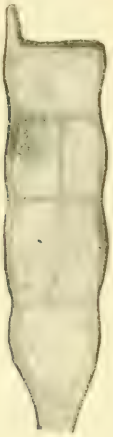


Fig. 21. — Coupe longitudinale d'un flotteur d'*Halidrys siliquosus*. Le flotteur a été blessé et les loges terminales enlevées. (Récolté à Wimereux.) 10/1.

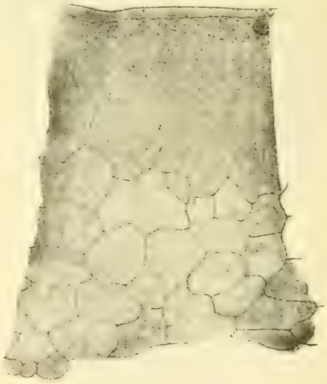


Fig. 22. — Coupe longitudinale de la cloison supérieure de la figure précédente. 190/1.

Lorsque ces Champignons sont lésés très jeunes, la régénération est souvent plus complète. Brefeld (**77**, pl. III) donne des figures de *Coprinus stercorarius* à qui il a plusieurs fois de suite enlevé le chapeau et qui le reformaient toujours. Très souvent on rencontre dans les bois des Champignons qui portent les traces d'une blessure reçue pendant le jeune âge.

Il serait facile de dresser une longue liste d'espèces, principalement parmi les Agaricées, qui régénèrent plus ou moins parfaitement la surface manquante. On rencontre parfois des blessures spontanées qui se guérissent de même. Clautriau m'a donné un *Psalliota campestris*, récolté près du cap Gris-Nez, dont la surface est parsemée de fissures complètement cicatrisées, produites pendant la croissance du chapeau.

Mais à côté de ces espèces qui se cicatrisent aisément, il en est quelques-unes, surtout parmi celles dont le chapeau est déliquescent, chez lesquelles la réaction cicatricielle fait constamment défaut. Tel est l'*Hypholoma fasciculare*. J'ai eu l'occasion de faire un grand nombre d'expériences avec cette Agaricée à tous les états de développement. Jamais il n'y a régénération ni de la surface supérieure du chapeau, ni de sa couche hyméniale, ni de la surface du stipe.

Les Hyménomycètes à chapeau persistant réagissent tous à peu près de même. Des expériences que j'ai faites dans la forêt de Soignes sur le *Trametes gibbosus* et sur le *Polyporus versicolor* ont toujours donné des résultats concordants : régénération de la surface normale aux dépens des filaments atteints. Disons en quelques mots ce que l'on observe chez le *Trametes gibbosus* (fig. 23). Le chapeau étalé dans le plan horizontal se compose de couches superposées (c', c''...) dont chacune correspond à une période de développement. Dans ces couches, les filaments sont à peu près verticaux; vers le haut, ils se recourbent de côté et s'enchevêtrent pour former la surface temporaire du chapeau. Lorsqu'on fait une entaille dans le chapeau, les filaments mis à nu se ramifient abondamment et les nouvelles hyphes se dirigent normalement à la surface de section (quelle que soit sa direction). La réaction s'accomplit beaucoup plus vite lorsque la blessure est faite à un chapeau en voie de croissance que lorsqu'on la fait à un moment où l'individu est en repos. La figure 23 montre un chapeau de *Trametes* qui a été récolté cinq jours après la blessure. La ligne verticale *s* indique la surface de section ; la couche produite sur la surface blessée a sensiblement la même épaisseur que celle qui s'est ajoutée pendant le même temps à la face supérieure intacte.

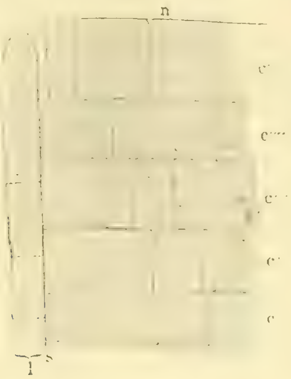


Fig. 23. — Schéma d'une coupe verticale dans un chapeau de *Trametes gibbosus*. — *c'*, *c''*, *c'''*, *c''''*, *c'''''*, les couches successives; *n* = la surface supérieure. — Les lignes indiquent la direction des hyphes. Le chapeau a subi une incision verticale le 7 septembre 1893 et a été récolté le 12 septembre 1893. — *s* = la surface de section; *l* = la couche d'hyphes développées sur la plaie. (Expérience faite dans la forêt de Soignes.) 6/1.

Parmi les Gastromycètes, je n'ai observé de lésions que sur le *Scleroderma vulgare*. Ces Champignons présentent fréquemment de larges fentes béantes, produites sans doute sous l'influence de la croissance. Ainsi qu'on le voit par la figure 24, les couches qui limitent la blessure sont restées stériles : mais comme la fente s'est approfondie de plus en plus à mesure que le Champignon croissait, les tissus avaient des âges différents au moment de leur mise à nu. Dans les régions voisines de la surface normale, la stérilisation a frappé des tissus encore jeunes où les spores n'étaient pas développées. Mais vers l'intérieur de la masse, les spores étaient formées et commençaient déjà à noircir. Aussi la couche cicatricielle y estelle parsemée d'îlots noirâtres, représentant des spores arrêtées dans leur développement. Dans le même individu, des galeries creusées par des larves d'Insectes étaient également isolées du tissu sporifère par une couche stérile (¹).

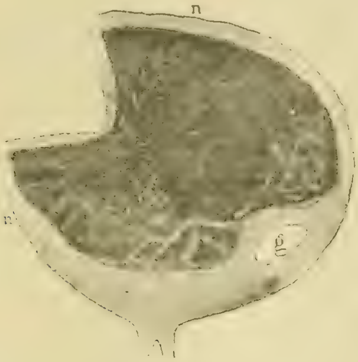


FIG. 24. — Carpophore de *Scleroderma vulgare* avec une fissure spontanée. — *n* = la surface normale ; *g* = une galerie creusée par une larve. (Récolté à Westmalle par M. Clautriau.) 2/1.

Cet exemple de stérilisation traumatique est à rapprocher de ceux que nous ont offerts les *Laminaria*.

Il semble, à première vue, que nous ayons encore affaire à un fait du même genre chez les Discomycètes (*Peziza vesiculosa*). Mais une observation attentive fait voir que la couche stérile qui occupe les lèvres d'une plaie hyméniale est constituée par des filaments de nouvelle formation, nés des hyphes sous-hyméniales, et que les asques fertiles existent jusque tout près des bords primitifs de la plaie.

Quant aux sclérotes que produisent beaucoup de Champignons, leur cicatrisation a été étudiée en détail par Bommer (**94**, p. 37,

---

(¹) M. Errera m'a montré des pédicelles de *Phallus impudicus* qu'il avait entaillés avant l'allongement. Quelques jours plus tard, on constatait qu'aucune cicatrisation ne s'était opérée pendant la croissance.

pl. I, fig. 31-41) chez le *Polyporus umbellatus*. Une écorce brune se forme sur les plaies; la même chose se passe le long des galeries que les rhizomorphes d'*Armillaria mellea* creusent dans la substance du sclérote. C'est aussi par un procédé analogue que le sclérote isole les portions désorganisées. J'ai pu refaire ces observations sur des sclérotes de *Polyporus umbellatus* récoltés par Errera au bois de la Cambre, et sur des sclérotes de *Ganoderma lucidum* récoltés à Buitenzorg (Java). Des faits du même genre avaient déjà été décrits par de Bary (**84**, p. 42) sur des sclérotes de *Coprinus stercorarius*.

Parmi les Lichens homéomères, j'ai étudié plusieurs espèces gélatineuses, non encore déterminées, récoltées à Java. Les filaments atteints par le traumatisme régénèrent sur la plaie une couche pseudo-parenchymateuse analogue à celle qui limite le reste du thalle.

Chez les Lichens hétéromères, la plante doit pourvoir non seulement à régénérer une couche corticale, mais, pour peu que la lésion entame la couche médullaire, à regarnir de cellules vertes la surface mise à nu (fig. 25).

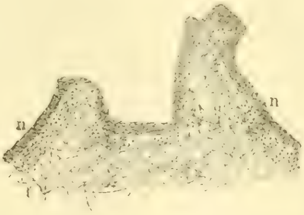


Fig. 25. — Schéma d'une coupe verticale d'une plaie de la surface supérieure du thalle de *Sticta pulmonacea*. — *n* = la surface normale. (Récolté à Brigsdal, en Norvège.) 77/1.

Certains Lichens, par exemple l'*Umbilicaria pustulata*, forment en abondance des sorédies le long de leurs blessures. Ces corps se développent près de la surface supérieure. Dans sa partie inférieure, la plaie se garnit d'une couche limitante analogue à celle qui recouvre la face inférieure du thalle.

II. — BRYOPHYTES ET PTÉRIDOPHYTES.

Aucun groupe de plantes ne présente de réactions cicatricielles aussi peu prononcées que celui des Archégoniates inférieures. Je n'ai observé la cicatrisation par cloisonnement cellulaire que chez les Marattiacées. Partout ailleurs les cellules mises à nu par le traumatisme ne subissent que de très légères modifications.

1. Parfois même, les cellules ne réagissent en aucune façon. C'est, par exemple, ce qui se présente chez les Marchantiacées (¹), sur les tiges et les feuilles de la plupart des Mousses (²), ainsi que chez les Filicinées (à l'exclusion des Marattiacées), chez les Équisétinées et chez les Lycopodinées (³) : les cellules lésées meurent;

(¹) J'ai fait des expériences sur *Marchantia polymorpha* et sur *Fegatella conica*. Aucune cicatrisation ne s'était opérée.

Vöchting (**85**) a vu pourtant que des morceaux de thalle de *Lunularia* sont capables de reformer un point végétatif et de se compléter à nouveau.

(²) Des expériences ont été faites sur des feuilles et des tiges de *Mnium hornum*. Après deux mois, les cellules des organes coupés étaient mortes sur une large étendue, sans avoir aucunement réagi.

Ici aussi, il faut se garder de trop généraliser. Nous verrons plus loin que les Mousses peuvent dans certaines conditions se régénérer et, d'autre part, K. Müller (**56**) a vu des feuilles lésées de *Bryum Billardierii* qui avaient reformé des portions manquantes.

(³) J'ai observé, en fait de Lycopodinées, les *Psilotum flaccidum* et *P. triquetrum* ainsi que divers *Lycopodium* et *Selaginella*. Parmi les Équisétacées, j'ai vu les tiges blessées d'*Equisetum palustre, E. limosum, E. maximum* et *E. debile* (ce dernier, récolté à Java).

Parmi les Fougères, j'ai fait des expériences sur les feuilles de *Pteris serrulata* et les bulbilles produits sur les feuilles de *Cystopteris bulbifera*. En outre, j'ai observé des lésions sur les feuilles, les pétioles et les rhizomes de *Doryopteris nobilis, Asplenium compressum, Platycerium biforme* et *Osmunda regalis*. Toujours on voit les cellules mourir avec brunissement des parois, et la mortification envahir les tissus profonds.

Un phénomène en tout semblable se remarque chez les Fougères dont les puis la mortification atteint les éléments sous-jacents et, de proche en proche, gagne tous les tissus voisins.

2. Ailleurs, la destruction cellulaire est bientôt arrêtée par l'épaississement que subissent les cloisons des cellules voisines de la blessure. J'ai observé ce mode de cicatrisation sur les prothalles d'un *Vittaria* récolté à Java (fig. 26), ainsi que sur les feuilles de toutes les Hyménophyllacées étudiées et sur le thalle d'une Jungermanniacée anacrogyne (*Pallavicinia Lyellii*) de Java. Somme toute, il n'y a pas de limite tranchée entre ce mode-ci de cicatrisation et la mortification progressive des tissus. En effet, l'isolement de la partie lésée par une cloison épaissie et brunie ne s'opère avec certi-

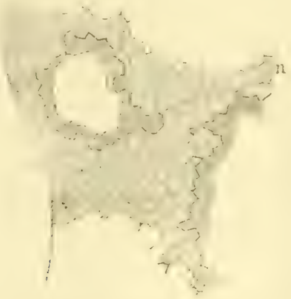


Fig. 26. — Portion d'un prothalle de *Vittaria* sp. blessé en deux points. — *n* = le bord normal. (Récolté à Buitenzorg, Java.) 315/1.

---

feuilles ou les segments se détachent en laissant une cicatrice nette. C'est le cas pour les feuilles de beaucoup de *Polypodium*, *Goniophlebium*, etc., et pour les segments foliaires de *Didymochlaena lunulata*. Au niveau de la cicatrice, il n'y a aucun cloisonnement cellulaire; pourtant la destruction lente des tissus n'est jamais aussi accentuée que lors des traumatismes accidentels.

Disons aussi que les Fougères, quoique absolument incapables de produire de nouvelles cellules en présence d'un traumatisme montrent néanmoins cette réaction lorsqu'elles subissent certaines autres influences externes. Des balais de sorcières ont été décrits par Giesenhagen (**92**) chez diverses Fougères. J'en ai observé également à Java sur l'*Angiopteris evecta* et sur divers *Nephrolepis*.

tude que sur des organes jeunes; dès qu'ils commencent à vieillir (les feuilles âgées des Hyménophyllacées, par exemple), les cellules se détruisent de plus en plus loin.

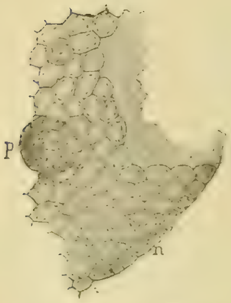


FIG. 27. — Portion d'une feuille blessée de *Cololejeunea Goebelii*. — n = le bord normal; p = propagules. (Récolté dans la forêt du Goenoeng-Tjibodas, à Java.) 315/1.

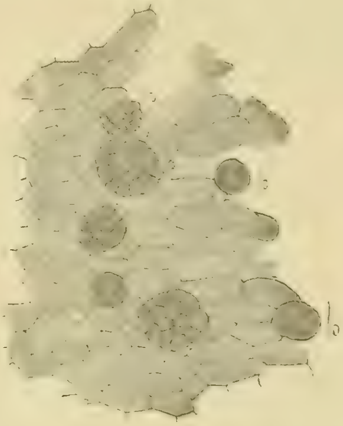


FIG. 28. — Portion d'un thalle blessé de *Metzgeriopsis pusilla*. — p = propagules. (Récolté dans la forêt de Tjibodas, à Java.) La plaie est à droite. 315/1.

3. Les feuilles et les tiges de la plupart des Jungermanniacées acrogynes, ainsi que le thalle des Anthocérothacées, présentent également des réactions cicatricielles peu marquées : on voit simplement les cellules voisines de la blessure arrondir la paroi mise à nu (¹). C'est ce qui s'observe notamment sur les feuilles de *Plagiochila opposita*, de *Cololejeunea Goebelii* (fig. 27), sur le « thalle » de *Metzgeriopsis pusilla* (fig. 28), sur la tige de *Zoopsis argentea*, de *Telaranea javanica* Schiffner n. sp. (fig. 29) et de *Leptolejeunea diversifolia* Schiffner n. sp. (fig. 30); enfin sur le thalle d'*Anthoceros grandis* et de *Dendroceros javanicus* var. *clathratus* (fig. 31).

(¹) Le bombement de la paroi ne s'accomplit qu'au bout de quelques jours; il ne peut donc pas être attribué à l'action mécanique de la turgescence.

Un mot sur trois de ces plantes. Les feuilles de *Cololejeunea* (fig. 27) et le thalle de *Metzgeriopsis* (fig. 28) forment des propagules qui naissent aux dépens de certaines cellules : l'existence d'une lésion n'a aucune influence sur la production de ces corps.

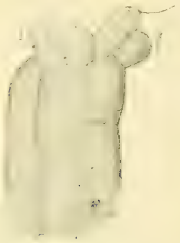


Fig. 29. — Bout supérieur d'un rameau de *Telaranea javanica* dont le sommet a été enlevé. — *f* = cellules basilaires des feuilles. (Récolté dans la forêt de Tjibodas, à Java.) 550/1.

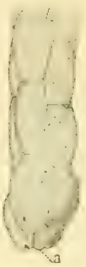


Fig. 30. — Bout inférieur d'un rameau de *Leptolejeunea diversifolia,* qui a été détaché de la plante. — *a* = la cellule axile. (Récolté dans la forêt de Tjibodas, à Java.) 550/1.

Le thalle de *Dendroceros*, formé d'une seule assise de cellules, est percé d'un grand nombre de lacunes schizogènes (dues à l'écartement des cellules). Les membranes qui limitent ces lacunes

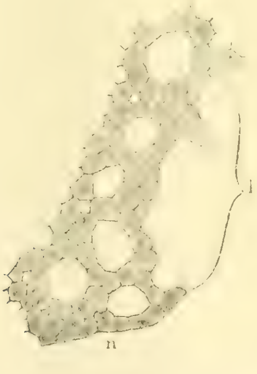


Fig. 31. — Portion de thalle blessé de *Dendroceros javanicus* var. *clathratus.* — *n* = le bord normal du thalle; *l* = cellules lésées. (Récolté sur le Gedeh, à Java.) 190/1.

restent planes, tandis que les membranes qu'un traumatisme isole de leurs voisines se courbent bientôt en avant. Les cellules saisissent donc la différence entre l'absence normale d'une cellule et son absence accidentelle.

4. Les Mousses nous offrent pour la première fois une réparation qui est manifestement indépendante de la cicatrisation. La figure 32 montre un fragment de feuille de *Funaria hygrometrica* cultivé sur silice gélatineuse depuis six jours : les cellules voisines de la surface de section ont arrondi leur paroi mise à nu. En outre, quelques cellules, tant parmi celles qui sont proches de la plaie que parmi celles qui en sont éloignées, s'allongent en filaments de protonéma; sur ceux-ci se développent des tiges feuillées. La production de protonéma sur des organes coupés s'observe non seulement sur des bouts de feuille, mais encore sur les tiges, les rhizoïdes, et, ainsi que l'ont montré Pringsheim (**76**) et Stahl (**76**), sur les sporogones. Enfin, d'après Goebel (**95**, p. 109), un bout de tige coupée à un *Sphagnum* peut également donner de jeunes individus.

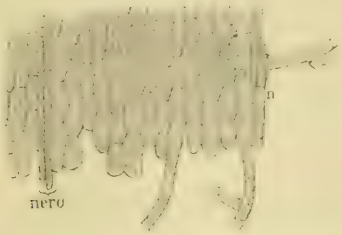


Fig. 32. — Portion d'une feuille de *Funaria hygrometrica* qui a été détachée le 16 juin 1893 et cultivée en atmosphère humide jusqu'au 22 juin 1893. *n* = le bord de la feuille : *nerv.* = sa nervure. 128/1.

Chez toutes ces espèces, on assiste donc à une régénération de la plante après lésion. Mais on voit clairement dans la figure 32 que la formation du protonéma est indépendante du processus cicatriciel, puisque les filaments procèdent aussi bien des cellules éloignées de la plaie que de celles qui l'avoisinent.

5. Nous rencontrons enfin, chez les Marattiacées, des plantes dont la cicatrisation se fait par cloisonnement cellulaire. Les élé-

ments atteints par le traumatisme se désorganisent, mais sous eux, les cellules restées vivantes se cloisonnent activement. Les cellules nouvelles ont perdu la chlorophylle, ce qui rapproche ce mode de cicatrisation de ce que nous offrent les Phanérogames ; il reste pourtant entre les Marattiacées et les Phanérogames une différence essentielle : c'est que chez les premières les cellules filles n'acquièrent pas de parois subérisées ; tout au moins n'ai-je jamais réussi à mettre en évidence la subérisation des membranes (1). Contrairement à ce qui a lieu chez les autres Fougères, celles-ci présentent aussi du cloisonnement dans la cicatrice que laisse la chute des feuilles et des segments foliaires.

III. — PHANÉROGAMES.

Autant la réaction cicatricielle est rudimentaire chez les Lycopodiacées, autant chez leurs descendants phanérogames elle est compliquée et exactement adaptée au but à atteindre. Même en laissant de côté tout ce qui touche à la régénération des tissus enlevés et aux courbures qu'exécutent les organes blessés (2), pour ne nous attacher qu'au processus cicatriciel (3), nous rencontrerons encore des différences très notables qui dépendent en partie des espèces et des tissus que nous considérerons, et surtout des conditions dans lesquelles se font les expériences.

---

(1) D'après de Bary (**77**, p. 114), le liège est très rare en dehors des Phanérogames et n'aurait été indiqué que chez certains *Ophioglossum* par Russow (**72**, p. 121). Voici ce que dit Poirault (**93**, p. 134) : « Van Tieghem (*Mémoire sur la racine*, p. 70) a signalé depuis longtemps les *productions péridermiques* de la racine des Marattiacées.

» Plus récemment (*Bull. Soc. bot. de France*, 1888, p. 171), il a montré que dans les grosses racines d'*Angiopteris* il se fait, outre le liège, une couche assez épaisse de phelloderme. Nous ajouterons seulement que ce liège n'est pas lignifié (*)... Les racines d'*Ophioglossum* ne forment pas de liège. »

(*) ?

(2) Voir sur ce point le travail de Spalding (**94**).

(3) La cicatrisation des tiges ligneuses, qui présente un grand intérêt pratique pour la sylviculture, a été beaucoup étudiée et est connue dans tous ses détails. Frank (**95**) la traite longuement et donne la bibliographie. Je me suis particulièrement appliqué à l'étude de la cicatrisation dans les organes herbacés.

La même réaction cicatricielle peut être amenée par les traumatismes les plus divers : plaies de surface ou plaies pénétrantes, piqûres, contusions sans destruction de cellules (fig. 42, *Ricinus*), brûlures (fig. 35, pomme de terre; fig. 34, *Phyllocactus;* fig. 54, feuille de *Hoya carnosa*), etc. Les lésions les plus complexes sont celles qu'on obtient en écrasant les organes, les tiges herbacées par exemple : il se produit alors une foule de fêlures dans tous les sens et dans tous les tissus, les unes communiquant avec l'extérieur, les autres limitées de toutes parts par des cellules vivantes, d'autres encore qui s'ouvrent dans la cavité médullaire.

Il n'est pas rare non plus que des blessures se produisent spontanément pendant la croissance. On les observe le plus souvent sur les organes charnus à développement rapide, tels que les navets, les radis, les carottes, les choux-raves, ainsi que sur les galles (fig. 38, galle de *Trypeta cardui*). Certaines variétés de melon se recouvrent spontanément d'un réseau de fissures peu profondes. Toutes ces blessures se cicatrisent de la même façon que les lésions accidentelles.

Il en est encore ainsi lors de la chute des feuilles. La surface mise à nu se recouvre de liège, et souvent même le tissu cicatriciel est déjà formé longtemps avant que la feuille ne soit prête à se détacher.

Les choses se passent tout autrement lorsque, d'une façon normale, des cellules se détruisent dans la profondeur sans qu'elles soient mises à nu. Ainsi, lors de la formation des lacunes lysigènes et pendant que les jeunes racines percent les couches périphériques, des cellules meurent en grand nombre, écrasées ou déchirées, sans qu'on observe la moindre réaction de la part des tissus voisins. L'absence de la réaction cicatricielle lors de la naissance des racines est d'autant plus remarquable que la réaction se manifeste dans des cas à peu près analogues. J'ai vu, en 1892, à l'Institut botanique de Leipzig, que lorsqu'on fait germer des graines à l'intérieur des plantes charnues ou dans des tiges herbacées, la plante habitée se défend contre la racine de la plantule par une couche de liège. D'autre part, Prunet (**91**) a constaté que dans une pomme de terre traversée par des rhizomes de chiendent (*Cynodon Dactylon*), la galerie est également limitée par du tissu cicatriciel, et la même chose a lieu le long des racines que le rhizome émet dans les tissus du tubercule. J'ai observé les mêmes phénomènes dans une racine de *Pastinaca sativa* perforée par un rhizome d'*Agropyrum repens*.

Enfin, la réaction cicatricielle fait encore défaut lorsqu'une plante est attaquée par un parasite, tant animal que végétal. Ni les parasites phanérogames (Loranthacées, Cuscutacées, Rafflésiacées, etc.), ni les Champignons, ni les animaux (larves d'Insectes, Nématodes, etc.) ne provoquent de la part de leur hôte la moindre cicatrisation défensive. La multiplication cellulaire, parfois très abondante, qui accompagne l'infection, est plutôt utile au parasite et ne peut en aucun cas être considérée comme un moyen de défense. Il faut peut-être excepter le cas cité par Molliard (**95**, pl. XI, fig. 5), où les étamines de *Sinapis arvensis* attaquées par un puceron, avaient formé du tissu cicatriciel autour des anthères atrophiées.

Il est logique de faire une catégorie spéciale, parmi les lésions spontanées, pour celles qui accompagnent le développement des feuilles des Palmiers et de certaines Aracées. La découpure du limbe est déterminée, tout comme chez les *Laminaria*, par un véritable traumatisme. Les surfaces mises à découvert se revêtent parfois d'un épiderme semblable à celui de la surface normale, par exemple chez le *Monstera deliciosa*, d'après Haberlandt (**82**, p. 592), chez le *Livistona australis* (**85**, pl. II, fig. 23) et chez le *Chamaerops humilis* var. *macrocarpa* (**85**, pl. II, fig. 35), d'après Eichler.

1. — Phénomènes qui accompagnent le début de la réaction.

Voyons maintenant quels sont les caractères de la réaction cicatricielle chez les Phanérogames. Nous nous en tiendrons de préférence aux blessures expérimentales, puisque dans ces cas nous connaissons exactement l'âge de la lésion.

Presque toujours les cellules qui ont été lésées succombent bientôt. Il n'y a d'exception que pour les contusions légères qui, sans amener la mort des cellules, déterminent néanmoins de leur part des réactions manifestes (fig. 42, *Ricinus*). Souvent plusieurs couches de cellules meurent encore sous la lésion (fig. 33, *Cordy-*

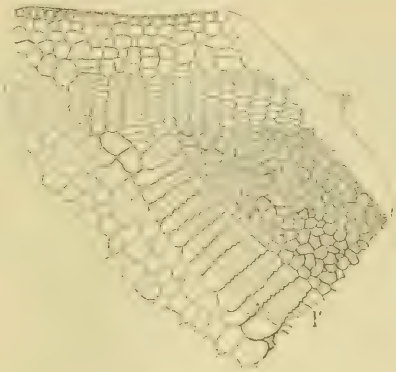


Fig. 33. — Coupe transversale d'une portion de tige de *Cordyline rubra* qui a été blessée (incision superficielle) le 21 avril 1896 et récoltée le 16 juin 1896. — *p* = la surface de la plaie; *l* = le périderme normal; *l'* = le périderme cicatriciel. Les cellules mortes au niveau de la plaie sont teintées, comme dans toutes les figures qui suivent. Les cellules superficielles du périderme *l'* sont subérisées. 112/1.

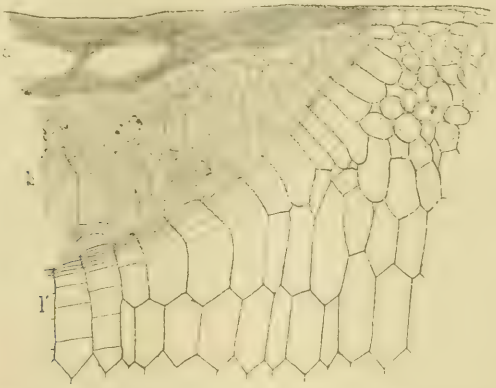


Fig. 34. — Coupe transversale d'un rameau plat et assimilateur de *Phyllocactus crenatus* qui a été brûlé à sa surface le 3 août 1892 et récolté le 13 août 1892. *a* = les tissus tués directement par la brûlure; *b* = les tissus qui sont morts ultérieurement; *l'* = le périderme cicatriciel, dont les cellules superficielles sont subérisées. 61/1.

line; fig. 35, *Phyllocactus*), et les phénomènes de cicatrisation n'apparaissent qu'à une distance plus ou moins grande de la surface lésée.

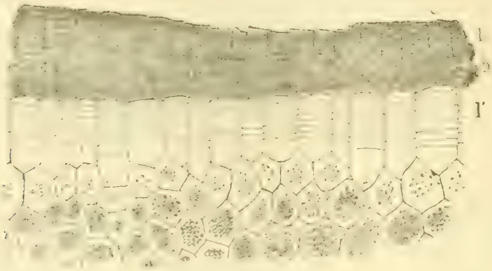


Fig. 35. — Coupe transversale d'une Pomme de terre qui a été brûlée (à la surface) le 1er août 1892 et laissée à l'air libre jusqu'au 22 août 1892. — *l* = le périderme normal; *b* = cellules détruites par la brûlure; *l'* = le périderme cicatriciel. Les cellules superficielles du périderme *l'* sont subérisées. 61/1.

α) La première modification réactionnelle que présentent les cellules consiste dans leur *agrandissement*. L'augmentation de volume ne se fait pas également dans tous les sens : chaque fois que la nature de la lésion permet de distinguer avec certitude d'où vient l'excitation traumatique (1), on constate que les cellules s'allongent vers la surface lésée (fig. 43, feuille de *Nuphar*).

On comprend qu'un tel allongement à direction définie n'est possible que pour des cellules qui touchent les cellules mortes et qui n'ont qu'à les repousser devant elles. Mais souvent l'excitation gagne la profondeur des organes et, dans ce cas, les cellules, entourées de toutes parts d'éléments qui, eux aussi, augmentent de volume, ne peuvent plus en général s'accroître dans la direction voulue. Pourtant on observe parfois, même alors (fig. 49, tige de *Ricinus*), que les cellules s'allongent de préférence du côté de la blessure. Il n'en est pas moins vrai que les cellules profondes en sont ordinairement réduites à s'agrandir dans tous les sens. Le premier résultat visible de cette croissance est l'effacement des petits méats intercellulaires, de sorte que l'air disparaît entre les cellules (fig. 37, fruit de *Cucurbita moschata*).

---

(1) Lorsque les tissus ont été écrasés, les lésions sont tellement multiples qu'il n'est plus possible de déterminer d'où part l'excitation contre laquelle réagissent les cellules.

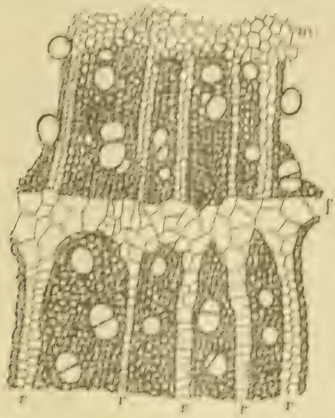


Fig. 36. — Coupe transversale d'une tige de *Datura Stramonium* qui a été écrasée le 6 septembre 1893 et récoltée le 26 septembre 1893. — *m* = moelle; *r* = rayons médullaires; *f* = fissure produite dans le bois. 112/1.

La figure 34 fait voir clairement l'influence de la position de la blessure sur le sens de l'allongement des cellules. Elle représente une coupe transversale d'un rameau aplati de *Phyllocactus crenatus*, qui a été brûlé par une baguette de verre. En dessous de la couche cautérisée (*a*), un certain nombre de cellules sont encore mortes (*b*). Plus profondément, les longues cellules hyalines ont réagi : encastrées par leur bout interne au milieu des éléments voisins, elles ont courbé leur bout périphérique de façon à le diriger normalement à la surface lésée.

Je m'empresse d'ajouter que dans un très petit nombre de cas je n'ai pas observé avec certitude d'augmentation de volume au début de la réaction cicatricielle. Pour ce qui est des longues cellules rayonnantes qui entourent les cellules sécrétrices médullaires de *Sambucus* (fig. 40), il est fort difficile de se prononcer. Dans l'épiderme et le collenchyme de *Tinantia* (fig. 44), l'accroissement est à peine visible; enfin il est certainement nul dans l'épiderme de la feuille de *Hoya* (fig. 54); ces cellules se sont subérifiées sans avoir subi au préalable la moindre modification de volume.

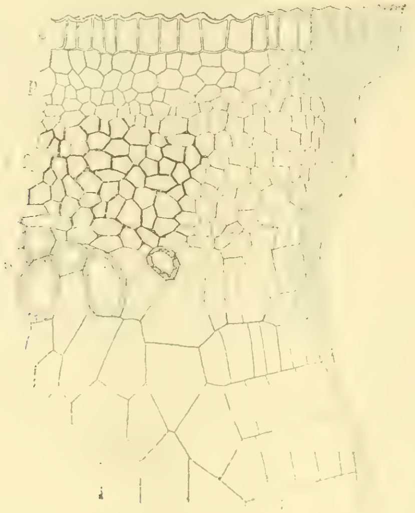


Fig. 37. — Coupe transversale d'un fruit de *Cucurbita moschata*, incisé le 4 août 1893 et récolté le 12 août 1893. — *e* = épiderme; *p* = parenchyme cortical; *p'* = parenchyme cortical avec des méats remplis d'air; *s* = cellules à paroi épaissie; *i* = grandes cellules parenchymateuses internes. 315/1.

β) En même temps que les cellules augmentent de volume, celles qui ont des parois épaissies les amincissent graduellement. La réduction de la paroi se voit le plus nettement dans les cellules à grosse membrane ponctuée qui se trouvent dans l'écorce du fruit de certaines variétés de *Cucurbita moschata* (fig. 37), ainsi que dans les cellules de la galle qui est déterminée sur la tige de *Cirsium arvense* par la larve de *Trypeta cardui* (fig. 38).

γ) Conjointement avec la croissance de la cellule et l'amincissement de ses parois épaissies, on voit l'amidon et les plastides se réduire et disparaître. L'amidon est sans doute employé à la nutrition de la cellule; il semble même que les éléments qui réagissent peuvent en emprunter à leurs voisins (fig. 35, Pomme de terre), puisqu'on voit le nombre et le volume des grains diminuer beaucoup dans la couche sous-jacente ([1]). Quant aux chloroplastes, ils disparaissent dans tous les cas où il va se former du liège (fig. 34, *Phyllocactus*); ils persistent quand les cellules filles auront à remplir des fonctions assimilatrices (fig. 43, feuille de *Nuphar*).

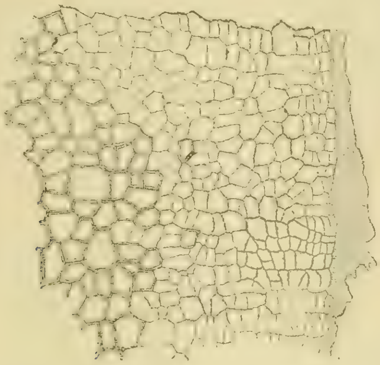


Fig. 38. — Coupe transversale d'une plaie spontanée sur la galle que la larve du *Trypeta cardui* provoque sur les tiges de *Cirsium arvense*. (Récolté à Ambleteuse.) 91/1.

δ) Lorsque les cellules ont atteint une certaine longueur, elles se segmentent. Les nouvelles cloisons sont perpendiculaires au grand axe de la cellule, parallèles par conséquent à la surface de lésion. Le parallélisme de ces cloisons est en général très manifeste (fig. 33, tige de *Cordyline;* fig. 35, Pomme de terre; fig. 34, rameau de *Phyllocactus*; fig. 37, fruit de *Cucurbita;* fig. 39, tige d'*Impatiens Sultani*; fig. 42, tige de *Ricinus*; fig. 44, tige de *Tinantia*; fig. 54, feuille de *Hoya*).

La relation entre la direction de la surface lésée et celle des nouvelles cloisons est plus évidente encore dans la figure 49, qui montre la cicatrisation sur les parois d'une blessure profonde de la tige de *Ricinus*. Tout le long de la fente, les cloisons sont parallèles à la blessure. Au contraire, le fond de la fente est entouré de cloisons nouvelles dont l'ensemble fait un cercle autour de la lésion.

---

[1] Von Bretfeld (**77**, p. 135) a également observé la disparition cicatricielle de l'amidon; mais dans les Pommes de terre de ses expériences, l'amidon disparaissait plus tard que dans les miennes.

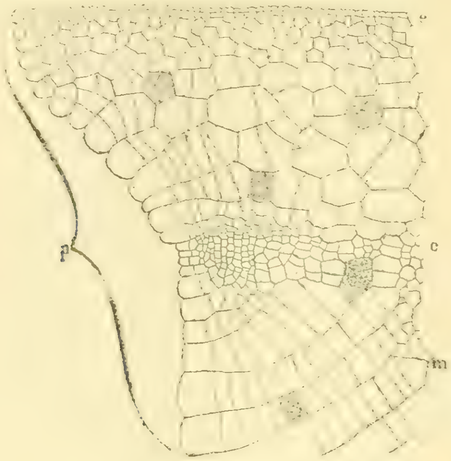


Fig. 39. — Coupe transversale d'une tige d'*Impatiens Sultani* qui avait été blessée le 1^{er} août 1892 et récoltée le 22 août 1892. — c = épiderme; c = cambium; m = moelle; p = surface de la plaie. Les cellules superficielles du périderme cicatriciel sont subérifiées. Les cellules teintées contiennent des raphides coupées. 91/1.

On ne peut se défendre de l'idée que la surface blessée émet une excitation qui détermine de la part des cellules une série de réactions particulières. Celles-ci se manifestent surtout par l'allongement des cellules et par leur segmentation. Les cellules s'accroissent directement vers l'excitant et peuvent même, dans des cas spéciaux (fig. 34), se courber vers lui ; les nouvelles cloisons, au contraire, s'étendent dans le plan perpendiculaire à la direction de l'excitant.

Il y a plus de trente ans déjà, Hofmeister avait signalé le parallélisme des cloisons nouvelles et de la surface de lésion. Pour lui, les jeunes cloisons sont toujours perpendiculaires à la direction de la croissance récente : « Die Stellung der neu entstehende Scheidewand ist durch das vorausgegangene Wachsthum genau bestimmt; die theilende Wand steht ausnahmlos senkrecht zur Richtung des stärksten vorausgegangenen Wachsthums der Zelle. » (**63**, p. 272.) Mais nous venons de voir que si les cellules qui réagissent vis-à-vis d'un traumatisme commencent presque toujours par s'allonger, il y a pourtant des cas non douteux dans lesquels le cloisonnement des cellules n'est pas précédé de leur accroissement (fig. 54).

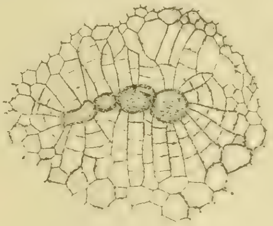


FIG. 40. — Coupe transversale de la portion périphérique de la moelle d'une jeune tige de *Sambucus nigra*, qui avait été écrasée le 18 avril 1896 et récoltée le 27 avril 1896. Les cellules sécrétrices se sont injectées du liquide accumulé à la surface des plaies. 61/1.

E. Bertrand (**84**) a également attiré l'attention sur la direction des cloisons dans le phellogène.

Dans un travail qui a paru depuis le dépôt de ce mémoire, Kny (**96**), voulant démontrer que l'orientation de la figure caryocinétique peut être déterminée par les agents extérieurs, a soumis des cellules à des tractions et à des pressions souvent considérables. Nous pouvons laisser de côté les expériences qu'il a faites sur les racines de *Vicia Faba* et sur les spores d'*Equisetum*, pour n'envisager que celles dans lesquelles il courbait ou étirait violemment des lanières découpées dans des tubercules de Pomme de terre. Dans les lanières auxquelles il suspendait des poids, ainsi que sur la face convexe de celles qu'il maintenait pliées en deux, Kny a observé beaucoup de cloisons nouvelles qui étaient, non pas parallèles, mais perpendiculaires à la surface de lésion. L'auteur en conclut que ces cloisons se sont formées dans des cellules qui, par suite de la traction mécanique, s'étaient allongées parallèlement à la surface, non vers elle. Kny ne dit pas si des fêlures ne s'étaient pas produites dans les minces lanières (elles avaient de $4^{mm}5$ à $6^{mm}5$ d'épaisseur) qu'il pliait en les chargeant de poids variant entre 945 et 1,424 grammes, ou dans les lanières, plus minces encore ($2^{mm}5$ à $3^{mm}5$), auxquelles il suspendait jusque 1,186 grammes. Si nous considérons que presque toujours les objets en expérience finissaient par se rompre, nous serons amenés à croire que de petites déchirures y étaient inévitables, et dès lors, il n'y a plus rien d'étonnant à ce que Kny ait constaté la formation de membranes perpendiculaires à la surface de section, mais parallèles aux fêlures.

Dans les trois plantes que j'ai étudiées à ce point de vue (*Ricinus communis*, *Cucurbita ficifolia* et *Tradescantia virginica*), j'ai vu que la division du noyau dans les cellules réagissantes est presque toujours directe. Je n'ai observé en tout que deux cellules qui présentaient de la caryocinèse; elles se trouvaient dans la tige de *Tradescantia*, en dehors de la stèle. Partout ailleurs je n'ai rencontré que de l'amitose. Von Bretfeld (**28**, p. 141) n'a pas non plus constaté de caryocinèse dans les cellules cicatricielles des feuilles. Il est probable que la division du noyau est directe dans tous les phellogènes cicatriciels. Les expériences de Kny sur la pomme de terre ne pourraient donc pas donner de résultats quant à la direction de la figure caryocinétique.

2. — Comment se propage l'excitation traumatique.

Souvent la réaction est limitée à une seule assise cellulaire (fig. 33, tige de *Cordyline;* fig. 35, pomme de terre; fig. 34, *Phyllocactus*). Chacune de ces cellules donne alors naissance à une file de cellules filles et le tissu qui prend naissance présente un aspect des plus réguliers. Ailleurs, plusieurs rangées réagissent à la fois (fig. 39, tige d'*Impatiens*). Pour une même plante, des différences peuvent exister sous ce rapport entre les divers tissus. Chez le Ricin, par exemple (fig. 49), l'excitation traumatique due à une fissure longitudinale provoque le cloisonnement d'une seule rangée de cellules dans le parenchyme cortical, le parenchyme libérien, le cambium et le parenchyme ligneux, c'est-à-dire que l'excitation reçue par ces cellules est gardée en entier et que rien n'est transmis aux cellules sous-jacentes, tandis que dans la moelle, l'excitation se transmet de cellule à cellule jusqu'à une distance de cinq à six cellules. La même espèce présente souvent une propagation encore plus lointaine (fig. 41) (1). Dans la moelle de *Cucur-*

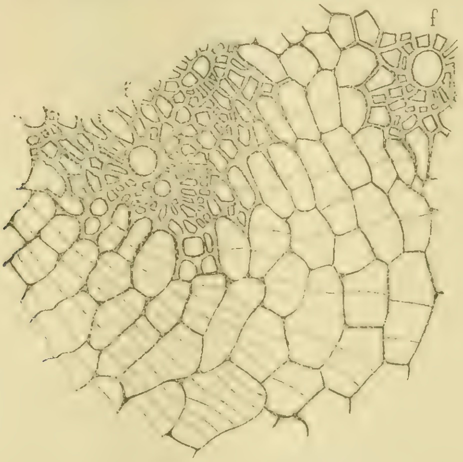


Fig. 41. — Coupe transversale de la portion périphérique de la moelle d'une jeune tige de *Ricinus communis* qui a été écrasée le 6 août 1893 et récoltée le 2 octobre 1893. Il y avait une fêlure dans la moelle vers la gauche du dessin. Les trois ou quatre couches cellulaires qui limitaient la fêlure ne sont pas indiquées; l'excitation traumatique partait d'en bas, à gauche. — *f* = l'extrémité interne de deux faisceaux. 190/1.

---

(1) La figure 42 montre le cloisonnement des cellules de l'épiderme et de deux couches de cellules collenchymateuses à la suite d'une excitation venant de la surface. Mais le traumatisme consistait ici en une contusion et nous ne savons pas jusqu'à quelle profondeur il avait fait sentir son action directe. La contradiction entre les figures 42 et 49 est donc purement apparente.

bita ficifolia, l'excitant arrive jusqu'à des cellules qui sont séparées de la surface blessée par une quinzaine de couches cellulaires.

Dans les cas de pénétration profonde de l'excitant, on observe souvent, surtout si au début les cellules n'avaient pas une forme très régulière, que les cloisons formées dans la profondeur ont perdu leur parallélisme. On dirait que l'excitant vis-à-vis duquel les cellules réagissent, se propage d'une façon diffuse au sein des tissus (fig. 38, galle de *Cirsium*). Au contraire, dans les tissus tels que la moelle de *Cucurbita* ou de *Ricinus* (fig. 49), où les cellules étaient régulièrement polyédriques, les cloisons profondes sont encore sensiblement parallèles aux cloisons périphériques.

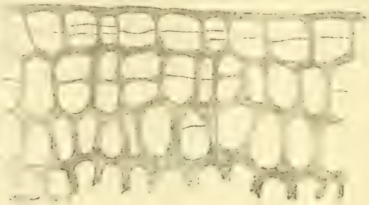


Fig. 42. — Coupe transversale de l'épiderme et du parenchyme cortical dans une portion de tige de *Ricinus communis* qui avait été légèrement écrasée, sans destruction de cellules, le 6 août 1893, et récoltée le 2 octobre 1893.

Le transfert de l'excitation de la surface lésée aux couches profondes se fait avec une grande lenteur. Aussi les cellules superficielles sont-elles toujours beaucoup plus grandes et ont-elles plus de cloisons nouvelles que les cellules profondes. Ainsi, la figure 41 représente une coupe transversale faite au travers d'une tige de *Ricinus* qui avait été écrasée le 6 août 1893 et récoltée le 2 octobre. Les trois ou quatre couches les plus voisines de la surface lésée (dans la moelle) ne sont pas indiquées sur le dessin; elles se trouvaient en bas, à gauche, et présentaient jusque dix cloisons nouvelles par cellule.

Tous les éléments sont-ils également aptes à transmettre l'excitation? Nous avons déjà vu (p. 38) que chez le Ricin les cellules du faisceau et toutes celles qui lui sont extérieures paraissent absolument inaptes à se laisser traverser. Quand elles sont excitées, elles se cloisonnent, mais elles semblent garder pour elles-mêmes toute l'excitation qui leur vient de la surface blessée. Il en est de même pour toutes les cellules, quelles qu'elles soient, de *Cordyline* (fig. 33), du tubercule de la Pomme de terre (fig. 35), des rameaux plats de *Phyllocactus* (fig. 34), etc.

Lorsque l'excitation traverse une série de cellules, se propage-t-elle en ligne droite? Aussi longtemps qu'elle ne rencontre que des cellules de même nature, oui. Mais qu'elle vienne butter contre des cellules mortes, et aussitôt elle est déviée de sa direction première. Dans la figure 41, on voit l'excitation (venant d'en bas, à gauche) d'une blessure assez éloignée, se transmettre en ligne droite de cellule à cellule, jusqu'à ce qu'elle rencontre un groupe de vaisseaux et de fibres; elle contourne ces éléments de telle sorte qu'en arrière de ceux-ci les cloisons nouvelles ne sont plus du tout parallèles aux premières.

Une « réfraction » analogue s'observe chaque fois que l'excitant rencontre sur son passage des cellules mortes (fibres, vaisseaux, etc.). Ces éléments, incapables de réagir, sont également inaptes à laisser passer l'excitation.

Quant à la nature de cet excitant qui part de la surface lésée, qui se transmet à travers les cellules et qui provoque de leur part la formation de nouvelles cloisons perpendiculaires à la direction qu'il suit, nous ne pouvons émettre à son sujet qu'une hypothèse. Les faits observés tendent à faire croire qu'il s'agit d'un excitant chimique. Citons particulièrement le fait que voici. La moelle du *Sambucus nigra* contient vers sa périphérie de longues cellules sécrétrices entourées de cellules rayonnantes. Sur une jeune pousse herbacée qui avait été écrasée le 18 avril 1896 et récoltée le 29 mai, j'ai trouvé plusieurs cellules qui s'étaient remplies sur une grande longueur du liquide brunâtre accumulé auprès des surfaces lésées. Autour de ces canaux injectés, les cellules rayonnantes, sous l'influence sans doute de l'excitant contenu dans le liquide, s'étaient régulièrement segmentées (fig. 40).

3. — Comblement des lacunes.

Les phénomènes que nous venons d'esquisser — agrandissement des cellules dans une direction strictement définie, apparition de nouvelles cloisons parallèles entre elles — ne se manifestent que dans les tissus homogènes. Mais si la lésion atteint à la fois un grand nombre de tissus divers, surtout quand elle n'est pas nette, mais qu'elle est obtenue, par exemple, en écrasant une tige herbacée, les réactions deviennent très embrouillées. Des cellules réagissent en beaucoup de points à la fois et leurs rapports perdent toute régularité. Nous ne pouvons examiner ici que quelques-uns des innombrables cas que l'on observe lorsqu'on étudie des lésions multiples et nous ne nous occuperons que du processus qui conduit au remplissage des cavités, normales ou accidentelles, que contient le tissu.

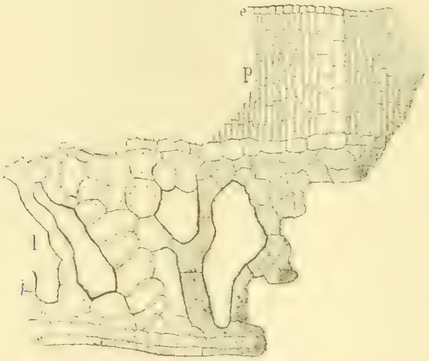


Fig. 43. — Coupe transversale d'une feuille blessée de *Nuphar luteum*. — *e* = épiderme supérieur; *p* = parenchyme palissadique; *l* = parenchyme lacuneux; *e'* = épiderme inférieur. 112/1.

Souvent la déchirure des tissus détermine de petites cavités limitées de toutes parts par des cellules vivantes. Dans ces conditions, la mortification des cellules est réduite à un minimum, et les cellules arrachées sont les seules qui meurent. La réaction est, elle aussi, fort limitée; en général, elle ne se manifeste que de la part des éléments les plus voisins de la déchirure (fig. 45, collenchyme de Ricinus). Ces éléments s'accroissent et envoient dans la lacune des prolongements arrondis qui se séparent par une cloison de la cellule mère Dans le jeune âge, ces cellules ont très souvent une membrane garnie à l'extérieur de petites protubérances cellulosiques (¹). Plus tard, les cellules prennent par pression mutuelle une forme plus ou moins polyédrique et remplissent complètement la cavité accidentelle.

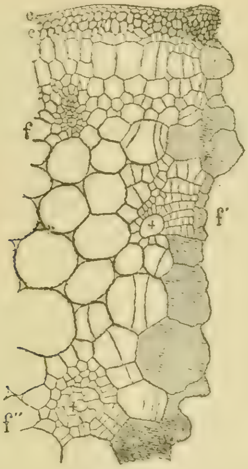


Fig. 44. — Coupe transversale d'une tige de *Tinantia fugax*, écrasée le 6 septembre 1893 et récoltée le 2 octobre 1893. — *e* = épiderme; *c* = collenchyme; *f* = faisceau jeune avec lacune encore petite; *f'* = faisceau plus développé; *f''* = faisceau dont la lacune est comblée par des cellules cicatricielles. 91/1.

(¹) Nous aurons l'occasion de revoir plus tard des cellules analogues dans les cas où les lèvres d'une plaie sont serrées les unes contre les autres (fig. 47, feuille de *Clivia miniata*) et au niveau des déchirures spontanées qui se forment dans les parois parcheminées des loges de la pomme (fig. 53).

C'est par un procédé analogue que se comblent les cavités naturelles, que nous ayons affaire à de vraies lacunes intercellulaires ou à la cavité des vaisseaux. Comme on le sait, ces derniers se remplissent de thylles, cellules nées du parenchyme ligneux qui pénètrent dans le vaisseau par les points faibles de sa paroi. Sous l'influence d'un traumatisme, des thylles peuvent se développer dans des vaisseaux fort jeunes. J'en ai trouvé notamment dans les vaisseaux d'une branche de *Robinia Pseudo-Acacia*, âgée d'un an, qui avait été incisée le 27 mars 1896 et récoltée le 9 mai, et dans de tout jeunes entrenœuds de *Cucurbita ficifolia*, blessés le 17 juin 1896 et récoltés le 23 juillet.

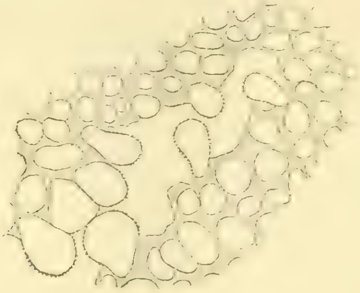


Fig. 45. — Coupe transversale du collenchyme d'une tige de *Ricinus communis* qui a été écrasée le 6 août 1893 et récoltée le 2 octobre 1893. Une fissure s'est produite dans les tissus. 315/1.

Quant aux lacunes intercellulaires, elles se remplissent par la prolifération des cellules limitantes. Nous avons déjà vu l'effacement des méats intercellulaires comme phénomène à peu près constant de la réaction (fig. 51, fruits de *Cucurbita moschata*). De très grandes cavités peuvent se combler de la même façon, par exemple celles du tissu spongieux de la feuille de *Nuphar luteum* (fig. 43) et les lacunes intrafasciculaires de la tige de *Tinantia fugax* (fig. 44).

Les exemples les plus frappants de ce genre se présentent chez les plantes aquatiques. Ici, en effet, nous rencontrons souvent d'immenses cavités — tantôt continues, tantôt interrompues par des diaphragmes transversaux — qui parcourent les organes suivant leur longueur. Lorsqu'une pareille tige est blessée, on assiste presque toujours à un épaississement énorme des parois mises à nu, amenant en fin de compte l'oblitération totale de la lumière des cavités.

Le processus est un peu différent pour le comblement des cavités qui se produisent dans le bois. Ici la fêlure est limitée en partie par des cellules mortes (vaisseaux et fibres ligneuses), en partie par des cellules vivantes (parenchyme ligneux et cellules des rayons médullaires). Ces dernières sont les seules qui prolifèrent. Encore ne le font-elles que si elles ont l'occasion de s'agrandir d'abord, ce qui n'est possible que pour celles qui, auprès d'une fêlure circulaire, se trouvent dans la portion périphérique (fig. 36, tige de *Datura Stramonium*). En effet, on comprend sans peine que les rayons médullaires de la portion interne ne peuvent pas se dilater, tandis que ceux qui sont voisins de l'écorce peuvent écarter les massifs de cellules mortes. C'est donc de ces derniers que dérivent les cellules nouvelles qui vont combler l'espace vide créé par la fêlure.

4. — Influence des facteurs externes et internes sur le début de la réaction cicatricielle.

Après avoir rapidement passé en revue les premiers phénomènes qui accompagnent la réaction cicatricielle des Phanérogames, demandons-nous quelle influence ont les facteurs externes et internes sur l'apparition de ces phénomènes.

I. Nous verrons plus loin que les *facteurs externes* ont une importance prépondérante quand il s'agit de déterminer quel sera le sort final des cellules cicatricielles. Ils interviennent également pour accélérer ou ralentir les premières phases de la réaction.

Il serait sans doute intéressant de rechercher si la lumière exerce quelque action sur la marche des phénomènes du début. Nous savons en effet par les observations de Douliot (**89**, p. 392) que le périderme est beaucoup plus épais sur la face éclairée d'un rameau que sur la face ombragée. L'action « méragogue (¹) » de la lumière est donc manifeste.

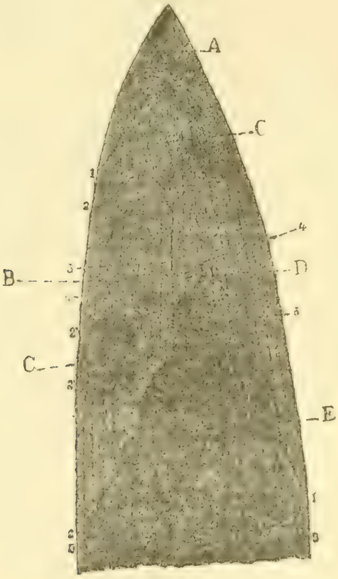


Fig. 46. — Sommet d'une vieille feuille de *Clivia miniata*. Pour l'explication des lettres et des chiffres, voir dans le texte (p. 450). 2/1.

On peut affirmer avec certitude que l'exposition à l'air libre active la réaction. Nous avons déjà vu que dans les fissures qui ne communiquent pas avec l'atmosphère, la réaction reste limitée aux cellules les plus voisines (fig. 45, collenchyme de *Ricinus*). Les exemples les plus décisifs à cet égard sont fournis par les expériences dans lesquelles on produit en même temps des lésions semblables, les unes s'ouvrant à l'extérieur, les autres privées de toute communication avec l'air libre. On les obtient sans peine

---

(¹) Nous employons ce terme (par analogie avec lymphagogue, emménagogue, etc.) pour désigner les agents qui provoquent la division cellulaire.

quand on comprime latéralement une tige dont l'anneau vasculaire est peu épais et dont la moelle est au contraire développée et aisément dépressible (*Phytolacca decandra*), ou mieux encore une tige pourvue d'une large cavité médullaire. La figure 48 représente une tige de *Ricinus* écrasée par les côtés et qui s'est fendue suivant quatre lignes longitudinales. Deux des fissures s'ouvrent vers l'extérieur, mais s'arrêtent dans la moelle; les deux autres s'ouvrent dans la cavité médullaire, sans traverser l'écorce.

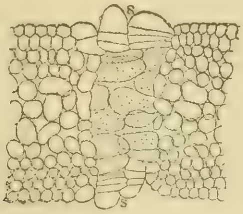


FIG. 47. — Coupe transversale d'une jeune feuille de *Clivia miniata* qui a été incisée le 22 juin 1896 et récoltée le 22 juillet 1896. — *s* = cellules superficielles subérisées. 91/1.

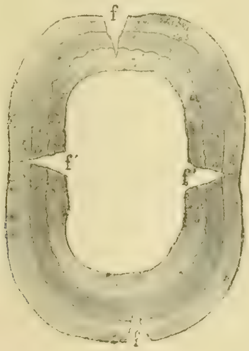


FIG. 48. — Schéma de coupe transversale d'une tige de *Ricinus communis* qui a été comprimée latéralement le 6 septembre 1893 et récoltée le 18 septembre 1893. Il s'est formé deux fissures s'ouvrant en dehors (*f*) et deux fissures dans la cavité médullaire (*f'*). (Voir les deux figures suivantes.) 10/1.

Les figures 49 et 50 montrent respectivement une fissure externe et une fissure interne, dans une tige qui avait été écrasée le 6 septembre 1893 et récoltée le 18 septembre. Les cellules voisines de la fissure externe (fig. 49) ont fortement réagi; nous avons déjà décrit leur aspect. Quant à la fissure interne (fig. 50), elle ne présente qu'une réaction peu marquée. Seules, quelques cellules limitantes se sont agrandies; elles ont le même aspect que celles que nous avons déjà décrites dans le collenchyme (fig. 45). C'est à peine si les cellules médullaires, qui se cloisonnent si activement dans la fissure externe, réagissent ici. Les parois de la plaie externe sont garnies d'une épaisse couche de cellules mortes et brunies, tandis que le long de la plaie interne, des cellules mortes n'existent qu'en très petit nombre.

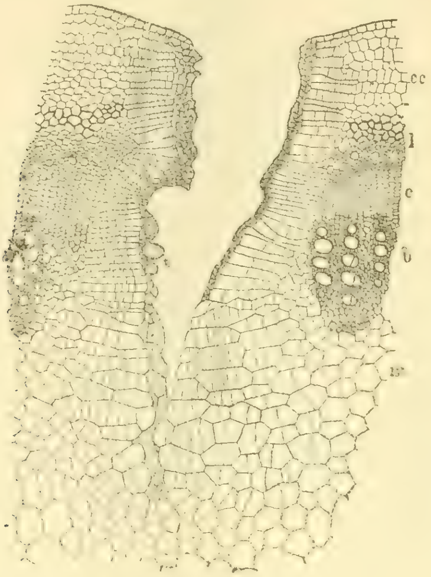


Fig. 49. — L'une des fêlures (*f*) de la figure 48. — *ec* = écorce; *l* = liber; *c* = cambium; *b* = bois; *m* = moelle; *v* = vaisseaux qui ont été poussés en avant par la croissance du parenchyme ligneux. 91/1.

II. Plus profondes encore sont les différences de réaction qui dépendent de la nature de la plante et de l'espèce de cellules qui a été atteinte par la lésion.

α) Il n'existe probablement pas une seule espèce phanérogame qui ne puisse en l'un ou l'autre point de son corps présenter des phénomènes de cicatrisation. Il s'en faut de beaucoup pourtant que la lésion d'un endroit quelconque du corps détermine fatalement chez toutes les plantes une réaction de ce genre. Beaucoup de feuilles se montrent absolument incapables de cicatriser les plaies. La plupart des plantes aquatiques et marécageuses réagissent peu : tiges, pétioles et feuilles des *Alisma*, de *Sagittaria sagittifolia*, des *Scirpus*, des *Juncus*, des *Potamogeton*, des *Utricularia*, etc. Chez ces plantes, on voit simplement les tissus mourir et brunir (¹). On dirait que ces espèces n'attachent que peu d'importance à la défense d'organes qu'elles peuvent aisément remplacer et qui n'ont du reste qu'une existence éphémère. Cependant, même chez elles, les organes dont l'intégrité a plus d'importance (rhizomes) ou ceux qui sont destinés à passer l'hiver (bourgeons hivernants de

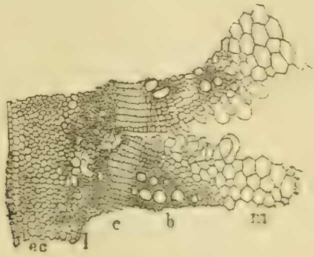


Fig. 50. — L'une des fêlures (f') de la figure 48. 91/1. Les lettres ont la même signification que dans la figure 49.

(¹) Au nombre des feuilles dépourvues de réaction cicatricielle, von Bretfeld (**80**, p. 139) cite *Encephalartos*. Dans les feuilles des diverses Cycadinées que j'ai examinées (*Encephalartos caffer, E. Altensteinii, Cycas circinalis* et *Ceratozamia longifolia*), j'ai toujours vu un liège très manifeste.

Sagittaria, de *Potamogeton*, d'*Utricularia*, etc.), cicatrisent rapidement leurs blessures.

En somme, toutes les cellules vivantes, à quelque catégorie qu'elles appartiennent, sont capables de réagir vis-à-vis d'un traumatisme. Dans le méristème du point végétatif, toutes les cellules prennent part au processus cicatriciel, aussi bien celles qui donneront naissance aux éléments conducteurs et mécaniques des faisceaux que celles qui produiront le parenchyme et l'épiderme. J'ai observé aussi de la cicatrisation dans l'albumen de l'*Amaryllis longifolia*, dans les pétales et dans tous les organes floraux de *Yucca pendula*, y compris les ovules. De tous les tissus, l'épiderme est celui qui offre le moins souvent le cloisonnement cicatriciel. Dans la feuille d'*Hoya carnosa*, par exemple (fig. 54), les cellules épidermiques se subérisent sans se cloisonner. Il n'en est pas moins vrai que chez d'autres plantes, l'épiderme présente souvent un cloisonnement très actif (fig. 42, tige de *Ricinus*; fig. 44, tige de *Tinantia*). L'épiderme foliaire lui-même peut se segmenter, comme par exemple chez le *Clivia miniata*, d'après von Bretfeld (**80**, p. 143), et surtout chez le *Banisteria argentea*.

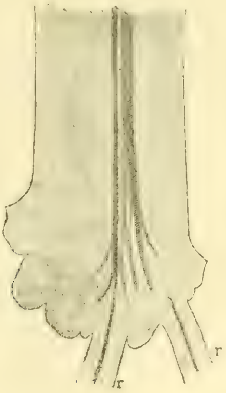


Fig. 51. — Coupe longitudinale du bourrelet formé à la base du pétiole sur une feuille bouturée de *Cephaëlis peduncularis*. — *r* = racines nées sur le bourrelet. 10/1. (Expérience faite au Jardin botanique de Bruxelles par M. V. Lambert.)

Quant aux cellules vivantes qui sont mêlées aux éléments morts du faisceau, elles interviennent activement dans l'acte de la cicatrisation. On les voit grandir et se multiplier beaucoup. La figure 36 montre le phénomène pour les cellules des rayons médullaires de *Datura*. Dans la blessure représentée par la figure 49 (*Ricinus*), le parenchyme ligneux du faisceau qui a été atteint par la lésion (celui de gauche) s'est développé au point de repousser devant lui les vaisseaux (*v*). Le même phénomène se remarque dans la figure 51 (bourrelet d'une bouture de feuille de *Cephaëlis peduncularis*) et dans la figure 52 (bourrelet d'une bouture de rameau de *Chorisia speciosa*). Dans les deux cas, on voit que les éléments du bois ont été disjoints par la multiplication des cellules du parenchyme ligneux.

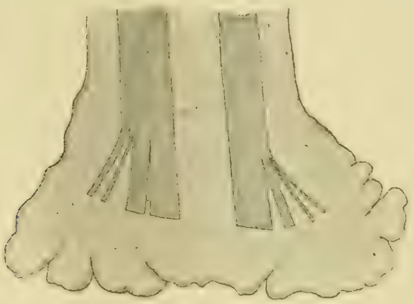


FIG. 52. — Coupe longitudinale du bourrelet formé sur une tige bouturée de *Chorisia speciosa*. Les éléments des faisceaux sont disjoints par la croissance du parenchyme ligneux. Le bourrelet est recouvert de liège. 6/1. (Expérience faite au Jardin botanique de Bruxelles par M. V. Lambert.)

β) Il est inutile d'insister sur ce fait, que les éléments morts sont incapables de réagir : vaisseaux, fibres, tubes criblés, cellules du voile des racines d'Orchidacées, cellules médullaires des tiges adultes de *Sambucus*, etc. Mais pendant le jeune âge, ces diverses cellules se cloisonnent activement sous l'influence d'un traumatisme. A mesure qu'elles vieillissent, leur irritabilité décroît, et il vient un moment où, tout en étant encore vivantes, elles sont pourtant incapables de se remettre à se segmenter. Ajoutons que, dans certains cas, des cellules relativement jeunes ont déjà perdu la faculté de se segmenter, tandis qu'ailleurs des cellules destinées à mourir bientôt peuvent reprendre une nouvelle vigueur sous l'influence d'un traumatisme. Ainsi les cellules corticales de la racine de *Vicia Faba* se montrent incapables de toute réaction lorsque la blessure est faite à plus d'un centimètre du point végétatif. D'autre part, lorsqu'on fait une incision profonde dans une jeune pousse de *Sambucus nigra*, les cellules de la moelle, quelque éphémère que soit leur existence dans les conditions habituelles, réagissent aussitôt; elles peuvent même, comme nous le verrons plus loin, donner naissance à des tissus qui conserveront pour toujours leur vitalité (fig. 55). Quoi qu'il en soit, l'âge des organes blessés exerce une influence considérable sur l'activité de la cicatrisation, et il n'est pas rare que les vieilles cellules d'une plante ne se cicatrisent plus du tout alors que les jeunes réagissent nettement.

Aucune espèce ne montre mieux l'influence de l'âge que le *Clivia miniata*. Lorsque les feuilles approchent du terme de leur existence, la moindre blessure provoque la mortification d'une grande portion du limbe, et la couche cicatricielle destinée à séparer la région morte de celle qui est restée active, apparaît fort loin de la lésion. Ainsi, la feuille représentée par la figure 46 a été contusionnée près de sa pointe; les tissus se sont détruits dans la portion A, jusqu'au niveau de la ligne 1 — 1. Bientôt une seconde lésion a amené la destruction des tissus dans la région B, limitée par la ligne 2 — 2. Chose curieuse, — et pas du tout rare chez cette plante, — la petite portion latérale C′ était restée vivante au milieu de l'espace mort; mais, isolée du reste de la plante, elle n'a pas tardé à jaunir à son tour. En même temps, la mortification s'étend de proche en proche, avec de courtes pauses, à tout le sommet de la feuille. Pendant que mourait la portion C′, on observait le jaunissement de la portion C, limitée par la cicatrice temporaire 3 — 3. Puis mourait le petit espace D, limité en 4 — 4. Au moment où j'ai coupé la feuille, la grande zone E montrait le jaunissement préparatoire à la mort, et une nouvelle ligne cicatricielle 5 — 5 se formait au-dessous d'elle. Lentement, avec de petites intermittences, la feuille meurt par zones successives, limitées chacune par une couche de liège; mais cette barrière ne suffit pas à défendre efficacement les tissus sous-jacents, puisque, après un temps d'arrêt, nous voyons la gangrène s'étendre plus avant; encore une fois, la feuille essaie de se défendre et élève une nouvelle barrière de liège qui sera franchie à son tour.

Tout autre est la marche du phénomène quand on blesse des feuilles jeunes ou des feuilles adultes de *Clivia.* Sur les premières, les cellules voisines de la lésion réagissent sans retard et forment un cal qui réparera complètement la blessure; celle-ci n'apparaîtra plus que par la fine couche de liège qui la limite sur les faces supérieure et inférieure de la feuille (fig. 47). Si le traumatisme atteint une feuille adulte, il n'y a plus de réparation, mais nous assistons à la formation d'une couche de liège tout contre la blessure. Pourtant, même chez les feuilles jeunes ou adultes, la blessure est un point faible et, plus tard, lorsque la feuille se préparera à mourir, c'est par là que débutera le jaunissement.

γ) Il s'en faut de beaucoup que toutes les cellules vivantes d'un organe réagissent également vite. Nous avons déjà vu que sur une racine de *Vicia Faba*, les cellules de l'écorce ne se cicatrisent pas : les éléments vivants de la stèle sont les seuls qui se cloisonnent. Au contraire, dans la tige de *Cordyline rubra*, on constate que les cellules voisines des faisceaux réagissent plus lentement que les autres, de sorte que la mortification avance plus loin le long des faisceaux qu'au niveau du parenchyme interfasciculaire.

La même différence s'observe entre le parenchyme périphérique et le parenchyme profond du fruit de *Cucurbita moschata.* La figure 37 montre l'état de la blessure sur un fruit incisé le 4 août 1892 et récolté le 12 août. Le cloisonnement, déjà très actif dans les tissus internes, fait complètement défaut près de la surface. C'est d'ailleurs un phénomène assez général que de voir les régions internes réagir plus vite que les régions périphériques. Aussi constate-t-on le plus souvent qu'une blessure longitudinale faite à une tige herbacée est, au bout de quelques jours, largement béante (fig. 55 A).

Enfin, des différences dans la vitesse de réaction se manifestent non seulement entre des cellules d'espèce différente, mais entre des cellules de même espèce, suivant qu'elles renferment tel ou tel corps.

Les cellules à cristaux, qui sont répandues au milieu du parenchyme, montrent presque toujours un retard manifeste dans le cloisonnement (¹) (fig. 39, tige d'*Impatiens Sultani*).

Plus manifeste encore est l'influence de la chlorophylle. Une lésion chez une plante panachée se guérit beaucoup plus vite dans les portions vertes que dans les portions blanches. Ainsi, sur une feuille panachée d'*Agave Americana* qui avait reçu des entailles transversales peu profondes, on constatait que dans la portion verte du milieu de la feuille, la cicatrisation était intervenue sans retard, tandis que dans la bande décolorée qui borde la feuille, les cellules s'étaient desséchées jusqu'à une assez grande distance de la blessure, et leur mortification s'étendait aussi bien en profondeur qu'en largeur, mettant à nu les faisceaux.

5. — Sort final des cellules cicatricielles.

Après avoir étudié la réaction cicatricielle ainsi que les diverses influences modifiant la marche du phénomène, nous avons maintenant à nous demander ce que deviennent les cellules filles.

Disons tout d'abord que nous ne pouvons admettre la distinction entre le « liège » et le « cal » qui est proposée par Frank. Voici ce que dit cet auteur (**95,** p. 59) : « Alle behufs Heilung eintretenden Neubildungen lassen sich in der That auf einen dieser beiden Prozesse (Wundkork und Callus) zurückführen, wobei freilich zu bemerken ist, dass Fälle vorkommen, wo die Grenze zwischen beiden Typen verwischt ist. Bei der Bildung des Wundkorkes ist jedes Wachstum ausgeschlossen, indem die betreffenden Zellen, allerdings unter Wiederauftritt von Zellteilungen, sich unmittelbar in Korkzellen umwandeln. Der Callus kommt dagegen stets durch

---

(¹) Lorsqu'une cellule de ce genre se cloisonne, on constate que le contenu cristallisé reste accumulé dans une seule des cellules filles (fig. 39), quelles que soient la forme et la disposition des cristaux : macles, raphides, etc.

eine Spitzenwachstum des betreffenden Zellen zustande, welches gegen die Wunde hin gerichtet ist, so dass diese Zellen zu Schläuchen oder zu Zellreihen auswachsen und dadurch eine über die Wundfläche hervortretende Wucherung oder Vernarbung erzeugen. Dieses Wachstum stellen sie aber bald ein, und dann erleiden die äusseren Zellen des Callus eine Verkorkung der Membranen, wodurch also wiederum ein neues Hautgewebe aus Kork geschaffen wird... » Pour cet auteur, la formation du liège n'est pas accompagnée d'une croissance des cellules. Or nous avons vu plus haut que, à part quelques cas douteux, à part aussi les cellules épidermiques de la feuille de *Hoya* (fig. 54), toute réaction cicatricielle débute par l'augmentation de volume des cellules. Si nous acceptions les idées de Frank, nous devrions donc classer dans la rubrique « liège » les seules cellules épidermiques subérifiées de la feuille de *Hoya*, et dans celle de « cal » toutes les autres néoformations cicatricielles que nous avons étudiées.

Nous admettrons qu'entre ces deux tissus, la limite est encore moins tranchée que ne le dit Frank, d'autant plus que les cellules superficielles d'un cal peuvent se subériser (voir plus haut la citation). Ajoutons aussi que la figure que donne Frank (**95**, p. 61) pour montrer la formation du liège chez la Pomme de terre, laisse voir de la façon la plus manifeste que les cellules se sont accrues.

Nous nous contenterons donc d'étudier quelle influence les facteurs internes et externes exercent sur l'état final du tissu cicatriciel et en particulier sur la subérisation des cellules qui le constituent.

α) Parmi les *facteurs internes*, nous n'aurons à considérer que l'âge. En effet, les autres facteurs internes : nature de la plante, nature des cellules, etc., n'ont pour ainsi dire aucune influence. Tous les tissus des Phanérogames, pour peu qu'ils aient présenté la réaction cicatricielle, se conduisent de la même façon dès que les conditions externes sont les mêmes. Ainsi, dans la figure 34, on voit que toutes les diverses cellules de *Phyllocactus* donnent du liège. Une plaie profonde faite à la tige du *Ricinus* se revêt d'une couche subérisée continue qui a partout les mêmes caractères, qu'elle dérive de l'écorce, du péricycle, du parenchyme libérien, du cambium, du parenchyme ligneux, des rayons médullaires ou de la moelle (fig. 49).

Au contraire, les différences d'âge ont une action manifeste. Nous savons déjà que la cicatrisation est tardive et insuffisante dans les cellules vieillies (fig. 46, feuille de *Clivia*). En outre, les cellules filles qui naissent dans des tissus très jeunes sont beaucoup plus plastiques, beaucoup plus aptes à acquérir des formes variées, que celles qui dérivent d'un tissu adulte. Alors que les feuilles adultes ne peuvent se cicatriser que par du liège, les feuilles des mêmes espèces, si elles sont blessées suffisamment jeunes, sont capables de se réparer complètement, de former, aux dépens des cellules profondes, un épiderme ayant tous les caractères de l'épiderme normal. Certaines Aracées et Palmiers (voir p. 30) présentent normalement ce phénomène. C'est aussi ce qui s'observe chez d'autres plantes. La figure 57 représente le bord d'une blessure faite à une feuille de *Lysimachia vulgaris* lorsqu'elle était encore très jeune; la plaie s'est recouverte d'un épiderme typique, portant même des poils. Ailleurs, la réparation est moins complète : il se forme, non pas un épiderme, mais des cellules qui, sans être subérisées, ont néanmoins des membranes épaissies et ne laissent aucun vide entre elles; ce tissu ne diffère de l'épiderme qu'en ce qu'il est formé de plus d'une assise. Les feuilles d'*Acer Pseudo-platanus* et de *Rubus fruticosus* montrent nettement cette disposition. Inutile d'ajouter que si ces mêmes feuilles sont lésées à une époque plus avancée de leur développement, elles forment simplement du liège.

β) Voyons maintenant comment agissent les *influences externes*. Nous remarquons en premier lieu que la nature de la lésion n'a aucune importance. L'état final de la cicatrice est le même pour toutes les lésions : il suffit que des cellules aient été tuées par un moyen quelconque; une brûlure amène la formation de liège aussi sûrement qu'une incision. Bien plus, on peut tuer des cellules par simple exposition à l'air, et voir les cellules sous-jacentes former du liège. C'est ce qui arrive quand on ouvre par une large coupure un jeune pétiole de *Cucurbita ficifolia*. Les cellules médullaires qui limitaient la cavité se dessèchent à l'air, tandis que leurs voisines se segmentent aussitôt et se revêtent de liège. Il n'est même pas nécessaire de tuer des cellules. Ne voyons-nous pas qu'il suffit de les écraser fortement, sans pourtant détruire leur vitalité, pour qu'elles forment de nouvelles cloisons dont les externes se subérisent (fig. 42 épiderme et collenchyme de la tige de *Ricinus*)?

Parmi les facteurs externes, l'exposition à l'air est le seul qui exerce une action bien nette sur le sort de la cicatrice. Son influence est tout à fait prépondérante. C'est ce facteur qui décide si les nouvelles membranes seront ou non imprégnées de subérine. Ainsi, dans une file de cellules nées par division répétée d'une cellule mère, les plus superficielles sont toujours subérisées, tandis que les profondes conservent une membrane cellulosique (¹) (fig. 33, 34, 35, 38, 39, 42, 44, 54).

Un mot sur quelques autres exemples.

Les figures 49 et 50 représentent des fissures de la tige de Ricin, dont la première communiquait avec l'air extérieur tandis que l'autre ne s'ouvrait que dans la cavité centrale. Celle-là s'est revêtue de liège, alors que les nouvelles cellules nées sur les parois de celle-ci ont des membranes cellulosiques.

Dans les pommes, il n'est pas rare que les parois parcheminées des loges se crevassent sous l'action des tensions qu'exerce la croissance. Les cellules parenchymateuses situées sous la crevasse prolifèrent et envoient dans la cavité de la loge de longues files de cellules (fig. 53) qui parfois finissent par combler entièrement la loge. Jamais je n'ai observé la moindre trace de subérisation sur ces cellules.

Dans la feuille de *Hoya* représentée par la figure 54, les cellules distales de chacune des rangées qui dérivent d'une cellule assimilatrice sont subérifiées, comme dans les cas cités plus haut. En

---

(¹) Le réactif qui m'a donné les meilleurs résultats pour reconnaître la subérisation est l'hématoxyline d'Ehrlich. Ce liquide colore en violet toutes les membranes qui ne sont ni lignifiées ni subérifiées. J'ai contrôlé les résultats que me fournissait cette méthode à l'aide des divers moyens qui sont indiqués par Zimmermann (**92**, pp. 146-152).

outre, on observe une subérisation non douteuse dans les membranes des deux ou trois cellules épidermiques qui limitent la brûlure et qui, du reste, ne présentaient aucune autre réaction cicatricielle.

Ces divers exemples ne laissent aucun doute quant à l'action de l'exposition à l'air sur la subérisation. Plus démonstrative encore est la figure 47, où l'on voit les deux lèvres d'une plaie perforante de la feuille de *Clivia* proliférer activement et donner des cellules qui prendront tous les caractères de cellules assimilatrices. Seules les cellules les plus proches des faces supérieure et inférieure du limbe, répondant à une nouvelle excitation venue du dehors, ont donné des cloisons parallèles aux faces de la feuille, cloisons qui se sont ultérieurement subérisées.

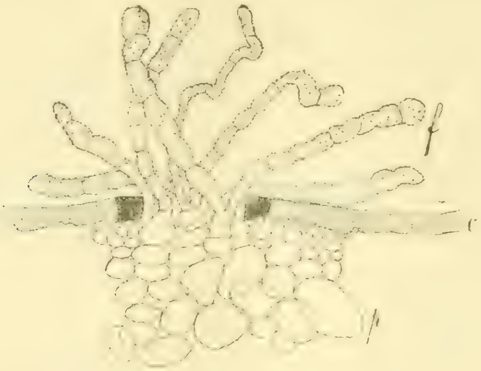


Fig. 53. — Coupe transversale d'une plaie spontanée sur la paroi des loges d'une pomme. — *c* = couche parcheminée qui limite la loge; *p* = parenchyme du fruit; *f* = cellules qui ont traversé la fissure pour s'engager dans la cavité de la loge. 77/1.

Si nous essayons d'analyser l'action « phellagogue » de l'atmosphère, nous nous heurtons à autant de difficultés que pour expliquer l'action « méragogue » du traumatisme. L'hypothèse la plus vraisemblable consiste à attribuer le rôle principal à la dessiccation que subissent les cellules superficielles, dessiccation contre laquelle elles réagiraient en subérisant leurs parois. Divers faits, étrangers au sujet qui nous occupe, semblent donner raison à cette manière de voir; citons notamment l'absence ou le très faible développement de la cuticule chez les plantes submergées et l'épaississement notable de cette couche chez les plantes qui transpirent d'une manière exagérée. D'autre part, on voit souvent que le méristème phellogène, après avoir donné de nombreuses assises de liège, peut ensuite produire, par sa face superficielle, des cellules non subérifiées; il suffit pour cela de placer les organes dans une atmosphère très humide. Nijpels m'a remis des rameaux de *Populus pyramidalis* qui avaient longtemps séjourné sous une cloche et qui avaient formé, au niveau des cicatrices laissées par la chute des feuilles, cicatrices déjà revêtues d'une épaisse couche de liège, une multitude de longs filaments cellulaires enchevêtrés, analogues à ceux qui naissent dans les loges des pommes (fig. 53). J'ai reçu de Bommer des tubercules aériens de *Cissus gongylodes*, maintenus en atmosphère humide et dont toutes les lenticelles avaient proliféré de la même façon, et Errera me dit que ce phénomène s'observe facilement sur les rameaux de *Sambucus*.

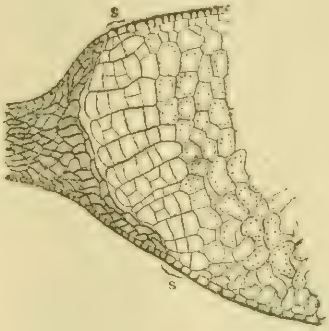


Fig. 54. — Coupe transversale d'une feuille de *Hoya carnosa* qui avait été brûlée le 3 août 1892 et récoltée le 22 août 1892. — *s* = cellules épidermiques subérifiées. 91/1.

On en arrive donc forcément à considérer la transpiration comme le principal excitant « phellagogue ». Disons pourtant que certains faits plaident contre cette hypothèse. Une Pomme de terre blessée forme toujours du liège, même quand on la met dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau. Elle en produit aussi, d'après von Bretfeld (**80**, p. 138), autour des foyers de putréfaction déterminée sans doute par des bactéries. D'autre part, j'ai constaté la présence d'une légère couche de liège sur toute la surface du bourrelet de boutures de feuilles de *Cephaëlis* (fig. 51) et de rameaux de *Chorisia* (fig. 52), quoique ces boutures fussent enterrées par leur extrémité inférieure.

γ) Il nous reste à dire quelques mots sur le sort des cellules profondes. Nous avons déjà vu que dans la feuille jeune de *Clivia*, elles deviennent assimilatrices (fig. 47). Leur sort eût été tout différent si les deux lèvres de la plaie n'avaient pas été coaptées, et l'on peut affirmer que l'état final des cellules cicatricielles profondes dépend en grande partie du contact des surfaces blessées.

La figure 55, A-D, indique plusieurs des cas qui se présentent quand on fend longitudinalement une tige encore herbacée de Sureau. En A on voit une tige qui a été fendue le 18 avril 1896 et récoltée le 27 avril, soit après neuf jours. Tous les tissus lésés ont proliféré; mais comme l'accroissement a été le plus actif dans la moelle, la plaie est devenue béante de part et d'autre, tandis qu'au centre de la tige les deux surfaces de la plaie sont venues en contact. Les figures B, C et D sont faites d'après des rameaux fendus le 18 avril 1896 et récoltés seulement quarante et un jours plus tard,

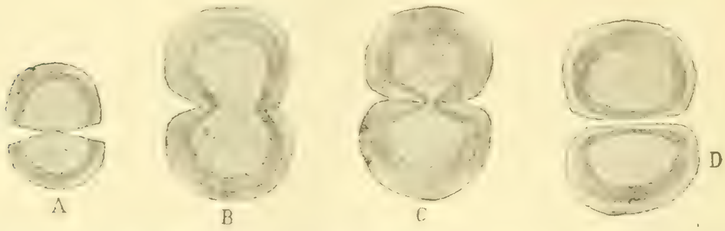


Fig. 55. — Coupes transversales de tiges jeunes de *Sambucus nigra* qui ont été fendues le 18 avril 1896. — A. Tige récoltée le 27 avril 1896; B, C, D. Tiges récoltées le 29 mai 1896. 6/1.

le 29 mai. La surface libre est partout recouverte d'une couche de liège, mais les cellules profondes ont donné naissance à des tissus fort différents suivant que la surface était ou non en contact avec la surface opposée. La figure D montre que dans le cas où les deux moitiés de la tige étaient tout à fait isolées l'une de l'autre, il se forme dans chacune d'elles, aux dépens des cellules médullaires, des faisceaux qui complètent le demi-anneau vasculaire primitif.

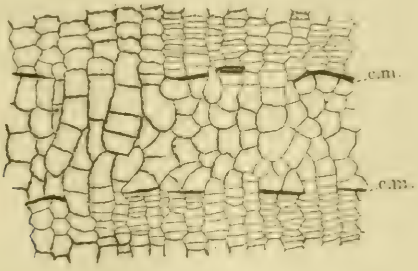


FIG. 56. — Portion médiane de la figure 55, B. — *cm* = cellules mortes et écrasées. 91/1.

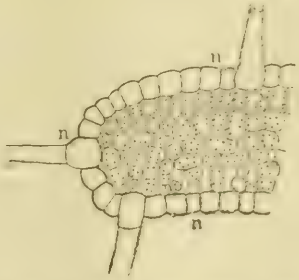


FIG. 57. — Coupe transversale de feuille de *Lysimachia vulgaris* qui a été blessée dans sa jeunesse. *n* = épiderme primitif; *n'* = épiderme nouveau formé sur la plaie. (Récolté dans le bois d'Oisquercq par M. Errera.) 315/1.

Tout autre est la marche du phénomène quand les surfaces de section se touchent en partie (fig. 55, B et C) : la régénération de l'anneau ne s'opère que dans les portions où la surface de la moelle était libre: partout où elle touchait la surface opposée, il y a eu soudure et formation de nouvelles cellules médullaires. Quant à la façon dont s'opère cette soudure, elle est indiquée par la figure 56, qui représente à un plus fort grossissement la partie médiane de la figure 55, B. Les jeunes cellules se sont insinuées entre les lèvres de la plaie, écartant et écrasant les cadavres des cellules qui ont été meurtries par le traumatisme.

Nous sortirions du cadre de notre étude si nous insistions plus longuement sur les régénérations et les soudures. Le premier point a été étudié par un grand nombre d'auteurs, et en dernier lieu par Lopriore (**95** et **96**).

δ) La régénération des organes ne nous intéresse que comme preuve de l'action à distance de l'excitation traumatique. Non seulement cette excitation provoque l'accroissement et la segmentation cellulaires, mais plus tard elle agit, plus ou moins modifiée par les facteurs externes, sur les cellules profondes et décide celles-ci à revêtir telle ou telle forme. Il n'est pas douteux, en effet, que des cellules médullaires de *Sambucus* ne donneront des éléments du faisceau que si la tige a été profondément blessée et si ensuite la plaie subit certaines influences extérieures (absence de contact notamment).

Ce ne sont pas les seuls cas où nous voyons un traumatisme retentir sur les cellules profondes. Toute surface de radis rose ou de betterave rouge mise à nu, prend au bout de peu de jours une teinte rose ou rouge : il y a production de matière colorante dans le suc cellulaire des éléments sous-jacents (1); dans les cas que j'ai eus sous les yeux, ces cellules n'intervenaient pas dans la cicatrisation proprement dite. De même, on constate qu'auprès des blessures subies par les poires, le tissu charnu, jusqu'à une distance de plusieurs millimètres, est beaucoup plus chargé de cellules pierreuses qu'il ne l'est à l'état normal.

Le cas le plus curieux d'action à distance nous est fourni par l'*Impatiens Sultani*. Lorsqu'on ampute un entrenœud vers sa partie supérieure, il ne s'opère aucune cicatrisation dans le voisinage de la plaie; mais au bout de peu de jours on voit l'entrenœud se détacher au niveau du nœud qui le limite vers le bas. L'excitation méragogue a été transmise sur un trajet de plusieurs centimètres à travers des cellules qui ne présentent aucune modification appréciable, jusqu'à celles qui se trouvent dans le voisinage du nœud. Ici la réaction cicatricielle s'est produite, de nouvelles cloisons se sont formées et l'entrenœud tombe en entier, laissant en dessous de lui une cicatrice en voie de développement. Exactement le même phénomène se produit quand on brûle ou qu'on coupe la nervure médiane d'une feuille près de la base du limbe : les phénomènes de cicatrisation font défaut autour de la blessure, mais après deux ou trois jours, la feuille se détache de la tige.

---

(1) C'est M. Errera qui attira mon attention sur ce fait.

IV. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Les plantes dont les organes sont formés d'un tissu massif sont les seules qui offrent de la vraie cicatrisation; celles dont les cellules sont simplement disposées en filaments ne présentent à proprement parler que de la réparation. Encore, parmi les premières, les Archégoniates inférieures ne cicatrisent-elles, pour la plupart, leurs blessures que d'une manière très imparfaite.

Chez le plus grand nombre de Phéophycées et de Floridées, le processus cicatriciel suit, dans ses traits essentiels, la même marche que chez les Phanérogames : segmentation des cellules profondes et acquisition par les cellules filles des caractères des éléments superficiels.

Nos expériences nous conduisent à admettre que chez les Phanérogames, la segmentation cellulaire se fait en réponse à une excitation émise par la surface lésée. La réaction qui s'accomplit en réponse à cet excitant « méragogue » est caractérisée par la division amitosique de la cellule, et par l'orientation strictement définie des cellules filles. Cette réaction n'est pas sans analogie avec les réactions héliotropiques, chimiotaxiques, etc., qu'accomplissent les organes végétaux en présence d'autres excitants externes, réactions qui consistent essentiellement dans l'orientation des organes excités.

Quant à l'excitation « phellagogue », elle est probablement déterminée par la transpiration. Les cellules réagissent en subérisant leurs membranes.

Les deux modes d'excitation sont entièrement distincts. Si tout phénomène cicatriciel doit être considéré comme une réaction de la plante vis-à-vis de l'excitation méragogue, l'excitation phellagogue, au contraire, ne se manifeste que dans les cellules subérisées. En général, celle-là précède celle-ci ; il existe pourtant des exemples où l'on voit les cellules ne réagir que vis-à-vis d'un seul de ces excitants.

Des cellules qui dans les conditions habituelles n'ont qu'une existence passagère peuvent recevoir, par le fait d'un traumatisme, un regain de vigueur et donner naissance à des tissus dont la vitalité se prolongera indéfiniment.

Toutes les cellules des Phanérogames sont aptes à donner du tissu subéreux; celui-ci aura des caractères identiques, quelles que soient les cellules qui ont contribué à sa formation, qu'elles dérivent du dermatogène, du périblème ou du plérome.

BIBLIOGRAPHIE

(56) K. MÜLLER, Zur Kenntniss der Reorganisation im Pflanzenreiche. (*Bot. Zeit.*, 1856, p. 200.)

(63) W. HOFMEISTER, Zusätze und Berichtigungen zu den 1851 veröffentlichten Untersuchungen der Entwickelung höherer Kryptogamen. (*Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot.*, III, p. 259, 1863.)

(65) TH. GEYLER, Zur Kenntniss der Sphacelarieen. (*Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot.*, IV, p. 479, 1865.)

(72) HANSTEIN, Ueber die Lebensthätigkeit der Vaucheriazelle. (*Sitzungsber. niederrhein. Ges. Bonn*, 4 nov. 1872.) Cité dans H. de Vries (**85**).

RUSSOW, Vergleichende Untersuchungen der Leitbündelkryptogamen. (*Mém. Ac. imp. sc. Saint-Pétersbourg*, 7e série, t. XIX, 1872.) Cité par A. de Bary (**77**).

(76) N. PRINGSHEIM, Ueber vegetative Sprossung der Moosfrüchte. (*Monatsber. Königl. Akad. Wiss. Berlin*, 10 Juli 1876.) Cité par Stahl.

E. STAHL, Ueber künstlich hervorgerufene Protonemabildung an dem Sporogonium der Laubmoose. (*Bot. Zeit.*, 1876, p. 689.)

E. STRASSBURGER, Studien über das Protoplasma. (*Jen. Zeitschr. f. Naturwiss.*, Bd X, Heft 4, 1876.)

(77) O. BREFELD, Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze, Heft III. Leipzig, 1877.

A. DE BARY, Vergleichende Anatomie. Leipzig, 1877.

(80) FR. VON BRETFELD, Ueber Vernarbung und Blattfall. (*Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd XII, p. 133, 1880.)

(82) G. HABERLANDT, Die physiologischen Leistungen der Pflanzengewebe. (*Schenk's Handbuch der Botanik*, Bd II, p. 548, 1882.)

(84) EUG. BERTRAND, Loi des surfaces libres. (*Bull. Soc. bot. France*, XXXI, 11 janvier 1884.)

A. DE BARY, Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig, 1884.

(85) H. de Vries, Plasmolytische Studien über die Wand der Vacuolen. (*Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot.*, XVI, p. 494, 1885.)

A.-W. Eichler, Zur Entwickelungsgeschichte der Palmenblätter. (*Abh. K. Preuss. Ak. Wiss. Berlin*, 1885.)

H. Vöchting, Ueber die Regeneration der Marchantieen. (*Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd XVI, p. 367, pl. XII-XV, 1885.)

(88) G. Klebs, Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. (*Arb. Bot. Inst. Tübingen*, Bd II, p. 489, 1888.)

(89) H. Douliot, Recherches sur le périderme. (*Ann. Sc. nat. bot.*, 7e série, vol. X, p. 325, 1889.)

(90) W. Pfeffer, Zur Kenntniss des Plasmahaut und der Vacuolen. (*Abh. math.-phys. Classe der kön. sächs. Ges. der Wiss.*, Bd XVI, 1890.)

(91) Prunet, Sur la perforation des tubercules de pomme de terre par les rhizomes de chiendent. (*Rev. gén. bot.*, vol. III, p. 166, 1891.)

(92) K. Giesenhagen, Ueber Hexenbesen an tropischen Farnen. (*Flora*, 1892. Ergänzungsband, p. 130.)

E. Metchnikoff, Pathologie comparée de l'inflammation. Paris, 1892.

A. Zimmermann, Die botanische Mikrotechnik. Tübingen, 1892.

(93) G. Poirault, Recherches sur les Cryptogames vasculaires. (*Ann. sc. nat. bot.*, 7e série, t. XVIII, p. 113, 1893.)

(94) C. Bommer. Sclérotes et cordons mycéliens. (*Mém. cour. et mém. sav. étr. Acad. roy. Belg.*, t. LIV, 1894.)

P. Klemm, Ueber die Regenerationsvorgänge bei den Siphonaceen. (*Flora*, Bd 78, p. 19, 1894).

V. M. Spalding, The Traumatotropic Curvature of Roots. (*Ann. of Bot.*, vol. VIII, n° 32, p. 443, pl. XXII, 1894.)

(95) A.-B. Frank, Die Krankheiten der Pflanzen, I. 2. Auflage. Breslau, 1895.

K. Goebel, Ueber die Einwirkung des Lichtes auf die Gestaltung der Kakteen und anderer Pflanzen. (*Flora*. Bd 80, 1895, p. 96.)

G. Lopriore, Vorl. Mitth. über die Regeneration gespaltener Stammspitzen. (*Ber. d. bot. Ges.*, Bd XIII, p. 410, 1895.)

M. Molliard, Recherches sur les Cécidies florales. (*Ann. sc. nat.*, 8e série, t. I, p. 97, 1895.

(96) L. Kny, Ueber den Einfluss von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich theilenden Pflanzenzellen. (*Ber. d. bot. Ges.*, Bd XIV, p. 378, 1896.)

G. Lopriore, Ueber die Regeneration gespaltener Wurzeln. (*Nova Acta*, LXVI, n° 3, p. 211, 1896.)

SUR
LA RÉPARATION CHEZ QUELQUES ALGUES

PAR

É. DE WILDEMAN (¹)

Dans un travail récent, publié dans les *Mémoires de l'Académie royale des sciences,* J. Massart s'est occupé de la cicatrisation chez les végétaux (²).

L'auteur a envisagé la cicatrisation dans les Thallophytes, les Bryophytes, les Ptéridophytes et les Phanérogames. Nous n'avons pas à nous occuper ici de toutes les données accumulées dans le travail de Massart sur la cicatrisation et la réparation de blessures dans ces divers groupes; nous voulons seulement attirer l'attention sur quelques faits intéressant la cicatrisation ou la réparation chez les Thallophytes et en particulier chez les Algues filamenteuses.

Certes il faut admettre que chez les Algues dont les cellules sont simplement placées bout à bout pour former des filaments non ramifiés ou à fausse ramification, il n'y a pas de vrai phénomène cicatriciel, il n'y a même pas de réparation.

Toutes les cellules d'un *Spirogyra* sont équivalentes, elles vivent

---

(¹) Ce travail a paru dans les *Mémoires couronnés et autres Mémoires* publiés par l'Académie royale de Belgique, t. LVIII, 1899.

(²) *La cicatrisation chez les végétaux.* (Mém. cour. de l'Acad. roy. de Belgique, t. LVIII, in-8°, 1898.) — Réimprimé dans ce volume. (Voir le travail précédent.)

séparément, et l'on n'observe pas la prolifération d'une cellule vivante dans une cellule morte. Pour certaines Algues de structure très semblable à la Spirogyre, l'*Ulothrix zonata*, par exemple, on peut observer la prolifération des cellules vivantes dans les cellules mortes, et la formation de cellules chlorophylliennes ou de rhizoïdes dans l'intérieur de ces cellules mortes. Mais cette production ne peut être intitulée réparation, car il n'y a pas remplacement complet des cellules mortes et reformation d'un filament continu.

Dans certains cas spéciaux, que nous n'avons pas à rappeler, parce que Massart en tient compte, on pourrait peut-être parler de cicatrisation ; ce sont là des cas tout à fait exceptionnels, des phénomènes qui se passent en dehors du filament de l'Algue.

Mais chez les Algues filamenteuses ramifiées, il y a des réactions particulières qui se présentent ; c'est sur ces réactions que nous ne pouvons être d'accord avec les idées de Massart.

Massart range les Algues filamenteuses en deux catégories :

Algues à rameaux filamenteux libres.

Algues à filaments juxtaposés en une lame continue.

La première de ces catégories, dans laquelle cet auteur place les genres suivants : *Cladophora, Trentepohlia*, *Cephaleuros* (rameaux fertiles), *Ectocarpus*, *Antithamnion*, répond, au point de vue de la réparation, à la règle suivante : *La cellule lésée meurt; la cellule sous-jacente émet un rameau latéral.*

Pour les Algues énumérées par Massart, le phénomène peut certes se passer tel que le formule la loi et tel qu'il est figuré dans les deux dessins qui accompagnent le texte, dans la notice de Massart.

On peut voir très souvent chez le *Cephaleuros* et chez beaucoup d'espèces de *Trentepohlia* pléiocarpes, un rameau naître à la base des renflements qui supportent les zoosporanges flétris. Mais il se produit aussi très souvent, après le détachement des zoosporanges, une prolifération de la cellule qui les supporte ; il se forme alors un nouveau filament qui peut porter à son extrémité un nouveau capitule de zoosporanges. Après la chute de ces derniers, une nouvelle prolifération peut se produire et le même phénomène peut se répéter jusqu'à dix fois. Nous avons figuré cette succession de capitules zoosporangiaux chez le *Trentepohlia arborum* dans nos *Observations sur les Algues rapportées par M. J. Massart d'un voyage aux Indes néerlandaises* (pl. XVIII) ([1]). Le même phénomène se produit chez le *Cephaleuros,* où nous avons signalé jusque cinq glomérules superposés ([2]).

Le zoosporange terminal n'arrête pas la croissance d'un filament, et la cellule sous-sporangiale peut, dans la plupart des cas, se développer et donner naissance soit à un filament normal, soit à un nouveau zoosporange.

Les zoosporanges emboîtés des Saprolégniées et des Chytridinées sont bien connus. Ce ne sont d'ailleurs pas seulement les zoosporanges terminaux qui peuvent présenter de la prolifération, mais aussi les zoosporanges latéraux ; de tels zoosporanges emboîtés ou remplacés par des rameaux sont signalés et figurés en grand nombre chez les Myrionémacées dans le travail de Sauvageau, auquel nous aurons à renvoyer plusieurs fois encore le lecteur ([3]). Nous ne pourrions citer tous les travaux où il est fait mention de telles proliférations : cela nous mènerait fort loin et ne serait d'aucun secours ni appui pour ce que nous voulons démontrer. Nous aurons d'ailleurs bientôt à montrer la prolifération normale, pourrions-nous dire, des zoosporanges dans une nouvelle espèce du genre *Trentepohlia*, récoltée au Congo par notre regretté camarade Alfr. Dewèvre.

Mais il s'agit ici, pourrait-on objecter, d'une destruction physiologique normale, et il est question, dans le travail de Massart, de blessures ; aussi n'insisterons-nous pas sur les cas de prolifération de zoosporanges.

Nous allons envisager particulièrement les *Phycopeltis* et *Trentepohlia ;* les observations que nous avons pu faire sur ces deux genres d'Algues seront suffisantes pour permettre de tirer des

---

(1) *Annales du Jardin botanique de Buitenzorg,* Suppl. I, 1897, p. 56, pl. XVIII.

(2) *Note sur le Cephaleuros virescens.* (Notarisia, 1890, p. 953.)

(3) *Sur quelques Myrionémacées.* (Ann. sc. nat., sér. 8, t. V, n^os^ 3 et 4.)

conclusions; elles montreront que les règles proposées par Massart ne peuvent avoir une portée générale.

Dans les deux dessins figures 1 et 2, nous montrons que même dans le cas de blessure, la cellule sous-jacente à la dernière cellule morte peut proliférer directement dans la continuité du filament, et qu'elle n'est pas forcée de donner une ramification latérale, comme semble le croire Massart. La figure 1 nous montre la nouvelle cellule encore entourée d'un manchon constitué par la paroi cellulaire morte. Dans la figure 2, la membrane de la cellule primitive est déchiquetée, elle finira par disparaître; le rameau de réparation est pluricellulaire et terminé par un glomérule fructifère. Ces deux figures sont prises sur des filaments fertiles de *Cephaleuros virescens* (*C. parasiticus*), la même Algue qui a servi à Massart pour démontrer la ramification latérale des filaments après blessure.

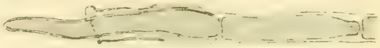


Fig. 1. — Rameau fructifère de *Cephaleuros virescens* dans lequel, la cellule terminale étant morte, la cellule sous-jacente a proliféré à travers la cellule morte.

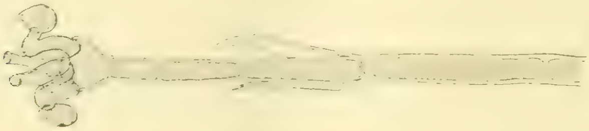


Fig. 2. — Rameau de *Cephaleuros virescens* dans lequel, la cellule terminale étant morte, la cellule sous-jacente a proliféré et donné naissance à un rameau pluricellulaire terminé par un glomérule fructifère. A la base du rameau, une gaine formée par l'enveloppe de la cellule morte.

Chez les *Trentepohlia*, le même fait se reproduit. Outre les cas observés dans le cours de nos études sur ce genre, nous avons pu en réétudier de très nombreux dans les matériaux rapportés de Java par J. Massart lui-même, dans ceux communiqués antérieurement par M^me^ Weber-van Bosse et dans ceux que nous avons reçus tout récemment de H. Möller, par l'intermédiaire du professeur O. Nordstedt. C'est dans les matériaux de provenance tropicale que les blessures et les proliférations semblent le plus fréquentes.

On observe en général que la cellule sous-jacente à une cellule morte se développe comme si cette cellule n'existait pas, et cela que la cellule lésée soit terminale ou intercalaire, que la cellule lésée soit unique ou qu'il y en ait plusieurs disposées en série. Nous devons même ajouter que les cas de développements directs sont beaucoup plus fréquents que ceux où l'on observe la formation d'une ramification latérale, du moins en ce qui concerne le genre *Trentepohlia*.

La figure 3 nous montre l'extrémité d'un filament de *T. arborum* dans lequel la cellule terminale est morte, mais a conservé sa forme; la cellule sous-jacente a donné naissance à une nouvelle cellule terminale encore enfermée dans la paroi de la cellule primitive. La figure 4 représente un cas semblable pour le *Trentepohlia aurea* var. *polycarpa*.

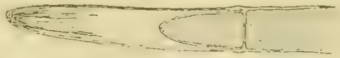


FIG. 3. — Extrémité d'un rameau de *Trentepohlia arborum;* la cellule terminale est morte, la cellule sous-jacente a proliféré à l'intérieur.

Dans le fragment de thalle dessiné figure 5, les deux cellules terminales sont mortes; c'est la troisième qui a proliféré et a donné naissance à une nouvelle cellule terminale. Dans la figure 6, trois cellules sont mortes; la quatrième a fourni une nouvelle cellule terminale. Dans les trois cas, la cellule terminale remplaçante n'a pas encore percé la paroi des cellules mortes, elle est toujours enfermée dans une des cellules.

Dans les figures 7 et 8, la prolifération des cellules sous-jacentes aux cellules mortes est plus avancée. Dans la figure 7, il y a deux nouvelles cellules formées et la terminale a percé la paroi supérieure de l'ancienne cellule terminale. Dans la figure 8, deux cellules étaient mortes, le nouveau rameau formé comprend quatre cellules, la supérieure a également percé la paroi de l'ancienne cellule terminale.

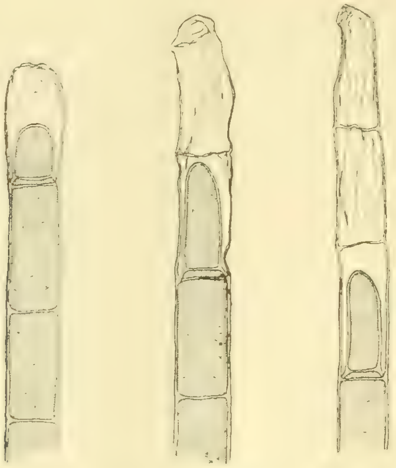


Fig. 4, 5 et 6. — Rameaux de *Trentepohlia aurea* var. *polycarpa*.
Fig. 4. — La prolifération s'est faite au détriment de la cellule sous-terminale.
Fig. 5. — La troisième cellule a proliféré dans le vide laissé par la mort de la deuxième cellule.
Fig. 6. — La quatrième cellule prolifère, les trois supérieures étant mortes.

La figure 10 fait voir une cellule terminale morte dans laquelle deux cellules se sont développées au détriment de la cellule sous-jacente. La figure 9 montre la prolifération d'une cellule intercalaire en contact avec plusieurs cellules mortes.

Quant aux figures 11 et 12, elles sont destinées, comme certaines des précédentes, à faire voir que les cellules intercalaires peuvent proliférer en présence de la cellule terminale.

Dans la figure 11, la cellule terminale est séparée du reste du filament par trois cellules mortes, et la cinquième cellule commence à proliférer; quant au filament de notre figure 12, la solution de continuité n'est que d'une cellule, mais elle sera bientôt comblée par la prolifération de la cellule sous-jacente.

La figure 13 est intéressante, car elle montre la phase initiale, peut-on dire, de la prolifération; la paroi cellulaire des cellules

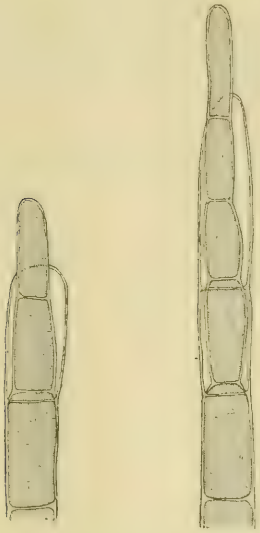


Fig. 7 et 8. — *Trentepohlia aurea* var. *polycarpa*. Prolifération des cellules sous-jacentes à des cellules terminales mortes; les nouvelles extrémités de rameaux ont percé la paroi des anciennes cellules.

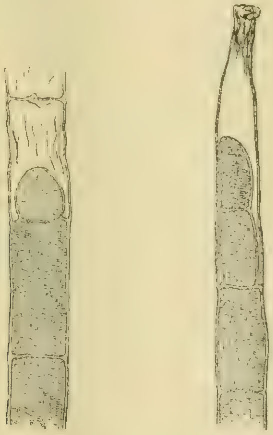


Fig. 9 et 10. — *Trentepohlia aurea* var. *polycarpa* et *Trentepohlia arborum*. Prolifération d'une cellule intercalaire et prolifération d'une cellule sous-terminale.

mortes est refoulée par l'accroissement de la dernière cellule vivante du filament. Dans les divers cas examinés plus haut, il ne s'agit nullement de ramification ; certains de ces cas auraient peut-être s'il nous avait été donné de poursuivre leur développement, montré des ramifications, mais ces dernières n'auraient en tout cas pas été directement dues à l'excitation produite par la blessure.

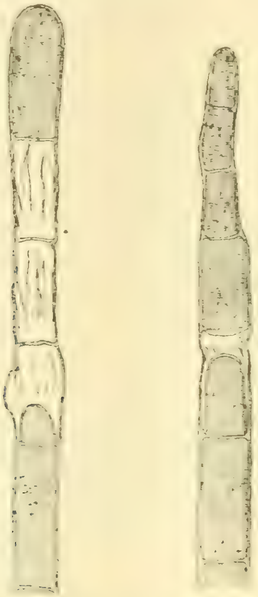


Fig. 11 et 12. — *Trentepohlia aurea* var. *polycarpa*. Prolifération de cellules intercalaires; fig. 11, trois cellules intercalaires sont mortes; fig. 12, le contenu d'une seule cellule a disparu.

Fig. 13. — *Trentepohlia aurea* var. *polycarpa*. La dernière cellule vivante repousse devant elle les parois des cellules mortes qui se trouvent au-dessus d'elle.

Notre figure 14 montre un fragment de filament dont la cellule terminale et une cellule intercalaire sont mortes; dans les deux cas, la cellule sous-jacente a proliféré et a formé un filament dont les cellules, au lieu de remplir la cavité de la blessure, sortent du filament et constituent une sorte de ramification qui tranche sur la ramification normale dont on peut voir un exemple dans la même figure en *b*.

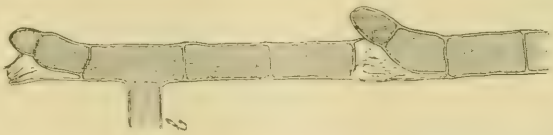


FIG. 14. — *Trentepohlia aurea* var. *polycarpa*. Les cellules terminales et une cellule intercalaire sont mortes; dans les deux cas, les cellules inférieures adjacentes prolifèrent et donnent naissance à des rameaux latéraux qui sortent obliquement du filament initial et tranchent par leur aspect sur le rameau normal *b* que l'on voit dans le dessin.

Quant aux figures 15 et 16, elles représentent une ramification

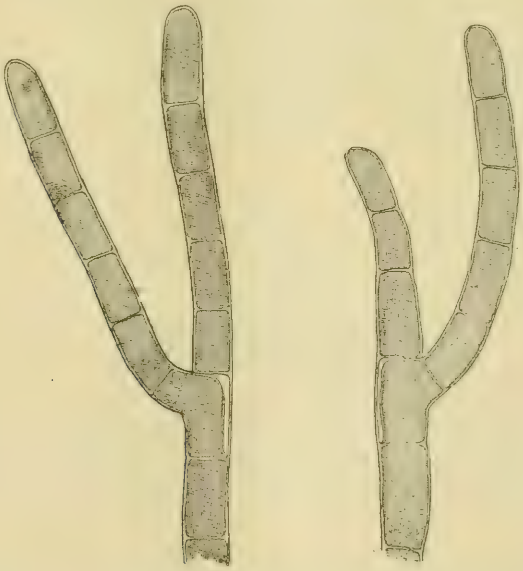


FIG. 15 et 16. — *Trentepohlia aurea* var. *polycarpa*. Ramification du thalle à la suite de la prolifération d'une cellule sous-jacente à une cellule morte.

analogue, mais ici la cellule, née du développement de la cellule sous-jacente à la blessure, a presque complètement rempli la cavité, avant de sortir du filament pour former une ramification. Mais ce qui fera toujours reconnaître qu'il s'agit d'une ramification anomale, alors même que la cavité de la cellule morte serait complètement oblitérée, c'est la disposition de la cloison située vers la base du rameau; elle est toujours oblique par rapport à la direction du filament primitif. Quand la ramification se fait normalement, elle naît toujours latéralement à la cellule, et la première cloison qui apparaît dans le rameau est parallèle à la direction du filament primitif; généralement même elle est située au niveau de la cellule mère du rameau primitif.

Reste un dernier cas à examiner : c'est celui où les deux cellules, avoisinant une blessure, prolifèrent toutes les deux et poussent des prolongements à la rencontre l'un de l'autre. Il se forme alors une double ramification, les deux rameaux formés étant forcés, par suite de leur accroissement, de sortir côte à côte de la cellule morte, comme le montrent les figures 17 et 18. Il peut se présenter naturellement ici toute une série de cas différents et des aspects bizarres, suivant le développement des deux rameaux; cette ramification géminée rappelle ce qui se présente chez certaines Cyanophycées.

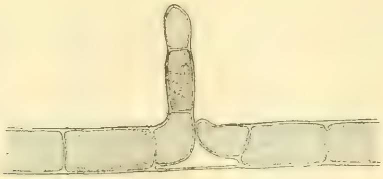


FIG. 17. — *Trentepohlia arborum.* Une cellule intercalaire est morte, les deux cellules adjacentes prolifèrent et donnent naissance à des rameaux qui sont poussés hors de la cellule morte et donnent une ramification géminée.

Ce n'est d'ailleurs pas la première fois que l'on signale ce fait chez les Thallophytes : citons l'exemple décrit et figuré par Sauvageau chez l'*Hecatonema maculans* (¹), où l'un des rameaux issus de la prolifération d'une des cellules voisines de la cellule lésée, a même développé à son extrémité un zoosporange.

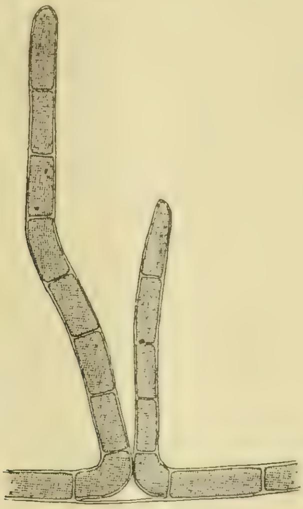


FIG. 18. — *Trentepohlia arborum*. Même formation que dans la figure précédente; les deux rameaux sont plus fortement développés.

Sauvageau cite d'ailleurs toute une série de faits qui viennent à l'encontre de la règle formulée par Massart. Ce dernier cite, il est vrai, le cas du *Griffithsia* et du *Sphacelaria*, qui sont à mettre en parallèle avec les faits que nous signalions plus haut; cela seul aurait déjà dû mettre l'auteur en garde et lui faire voir que sa loi ne pouvait avoir une portée générale.

Lorsque l'on envisage une Algue filamenteuse et en général un Thallophyte filamenteux à filaments libres, il faudrait, si l'on veut essayer de formuler une règle, dire : *La cellule lésée meurt, les cellules voisines peuvent proliférer en donnant naissance soit à des*

(¹) SAUVAGEAU, *loc. cit.*, fig. 22, A et B.

cellules qui remplacent complètement les portions mortes, soit à des ramifications latérales qui arrêtent la croissance directe du filament.

La deuxième catégorie proposée par Massart, celle des Algues à « filaments juxtaposés en une lame continue », serait, pour la réparation, régie par la loi : *Le filament dont la cellule terminale est morte cesse de s'allonger; les filaments voisins s'accroissent et se ramifient davantage. Le rameau lésé ne réagit pas, mais l'excitation se transmet aux rameaux les plus proches.*

L'auteur s'attache particulièrement aux observations qu'il a faites sur le *Phycopeltis Treubii*, dont il a récolté de très beaux matériaux pendant son séjour à Java.

D'après la loi rappelée plus haut, il semblerait que le développement si curieux des *Phycopeltis*, dont le bord du thalle est généralement muni d'excroissances irrégulières, serait dû à l'excitation occasionnée par la blessure et la mort de cellules périphériques du thalle, ou accessoirement par suite de l'arrêt de croissance de certaines cellules, par l'attouchement des cellules d'un autre thalle. Or, si ces deux facteurs peuvent avoir une action, ils ne peuvent en tout cas être considérés comme les seuls capables de donner au pourtour du thalle de ces Algues épiphytes leur crénelure si variable.

Notre figure 19 représente un fragment de la bordure du thalle d'un *Phycopeltis* et nous montre la prolifération d'une des cellules périphériques; et cependant aucune des cellules voisines n'est lésée, et il n'y avait point dans les portions avoisinant la prolifera-

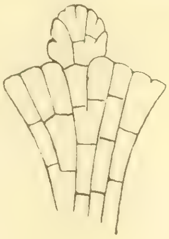


Fig. 19. — Fragment du thalle de *Phycopeltis Treubii*. Une des cellules périphériques a donné naissance à une expansion pluricellulaire; les cellules voisines de l'expansion sont toutes saines.

tion, de thalle de *Phycopeltis* ou d'une autre Algue qui aurait pu arrêter le développement. Pour ce cas, il faudrait donc chercher ailleurs la cause de la prolifération. Ne pourrait-on pas admettre, avec assez de raison, que c'est la cellule sous-jacente à une cellule périphérique lésée qui a donné naissance à cette expansion du thalle?

Sauvageau (¹) a aussi noté la formation de ramifications anormales après blessures, et dans les cas observés par lui, c'est bien la cellule sous-jacente aux cellules mortes qui donne naissance, soit directement, soit latéralement, à une nouvelle file de cellules.

Certes, les faits exposés par Massart se présentent dans la nature, et l'on comprend aisément que dans bien des cas, avant que les cellules sous-jacentes à des cellules mortes aient pu se développer, et refouler ou traverser les cellules mortes, les cellules voisines, bien vivantes et n'ayant pas à repousser devant elles des parois cellulaires inertes, ont pu acquérir un certain développement, qui peut à son tour arrêter le développement des cellules sous-jacentes à la blessure.

La figure 20 prouve, nous semble-t-il, suffisamment que les

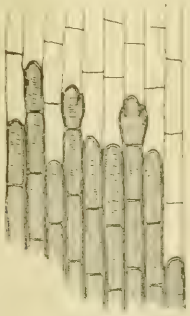


FIG. 20. — Fragment de thalle de *Phycopeltis* dans lequel un grand nombre de cellules sont mortes, les cellules terminales des fragments de files encore vivants vont proliférer comme le montrent particulièrement trois cellules.

(¹) SAUVAGEAU, *loc. cit.*, fig. 1 M, fig. 18 C, fig. 28 B.

files de cellules dont les extrémités sont détruites, peuvent se développer et donner naissance à de nouvelles cellules terminales. En effet, ce dessin a été pris dans un thalle dont toutes les cellules périphériques avaient été détruites; toutes les cellules terminant les fragments de rameaux encore vivants ont leur paroi supérieure fortement bombée et trois d'entre elles montrent un commencement de ramification, indice certain de la formation de ces épanchements de thalle analogues à celui de notre figure 19. Il n'y a point de doute dans ce cas : *la cellule sous-jacente aux cellules lésées peut directement proliférer.*

La régénération d'un thalle peut se faire aussi par le bourgeonnement d'une cellule ou de quelques cellules seulement. Comme le montre notre figure 21, nous avons vu des thalles dont le contenu cellulaire avait presque complètement disparu : il ne restait que les parois, sauf pour des fragments de files dans lesquelles certaines cellules étaient encore vivantes et avaient proliféré latéralement, en donnant lieu à un jeune thalle de structure analogue à celle des proliférations que nous signalions plus haut.

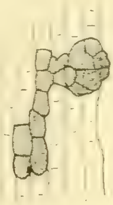


Fig. 21. — Fragment de thalle de *Phycopeltis* dont presque toutes les cellules sont mortes; quelques cellules de deux files contiguës sont encore vivantes et l'une de ces files a formé latéralement une expansion qui donnera un jeune thalle.

Citons encore pour le *Phycopeltis* les cas intéressants d'hétéromorphose, en tout comparables à celui que signalait Sauvageau (¹) chez un *Myrionema*.

(¹) Sauvageau, *loc. cit.*, pp. 198 et 200.

Le thalle de *Phycopeltis* perd souvent les cellules centrales, et l'on ne retrouve même plus, dans certains cas, les parois cellulaires; il y a alors au centre de l'Algue un véritable vide. Dans le cas figuré ci-dessous, l'on voyait plusieurs cellules du bord de la plaie qui avaient proliféré en sens inverse de la croissance ordinaire des files cellulaires du thalle. La figure nous montre un fragment de ce thalle dont deux filaments ont proliféré et ont donné naissance à deux portions de thalle se développant dans le vide central. Il s'agit donc bien ici d'une hétéromorphose, et c'est bien une cellule sous-jacente à une cellule lésée qui a donné naissance à ce bourgeonnement. Si ce thalle avait pu continuer sa croissance, il serait arrivé un moment où la blessure centrale du thalle primitif aurait été comblée par le bourgeonnement des cellules du bord de la plaie. C'est grâce à cette prolifération dans tous les sens que l'on trouve des thalles dont l'irrégularité est très grande, et dont il n'est plus possible de trouver le vrai centre de développement.

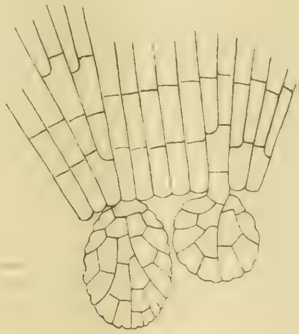


Fig. 22. — Hétéromorphose du *Phycopeltis;* le bas de la figure représente le vide central d'un thalle à l'intérieur duquel deux cellules de bordure de la plaie ont proliféré.

On ne peut donc, en aucune façon, admettre comme générale la règle que propose Massart, car nous voyons clairement le filament dont la cellule terminale est morte réagir lui-même, la cellule voisine de la dernière cellule lésée pouvant proliférer et remplacer les éléments morts. Dès lors, le second membre de phrase : *Le* *rameau lésé ne réagit pas, mais l'excitation se transmet aux rameaux les plus proches*, ne peut avoir la valeur que lui accorde Massart. Certes, comme nous l'avons dit, il peut se faire que ces filaments voisins se ramifient plus rapidement que les cellules avoisinant les éléments morts, mais ce cas ne peut être considéré comme général; il n'est certes pas plus fréquent que celui de l'accroissement direct des cellules adjacentes aux cellules lésées.

Pour les Algues à thalles formés de files cellulaires juxtaposées, nous pourrions donc répéter la même règle que celle que nous formulions plus haut (p. 13); les deux groupes d'Algues se conduisent, pour la réparation, d'une manière identique.

On peut déduire, semble-t-il, des quelques faits présentés, que chez les Algues filamenteuses toutes les cellules sont capables, dans certaines conditions, de bourgeonner, et qu'il n'y a pas, même chez les Algues déjà assez spécialisées telles que *Phycopeltis*, *Myrionema*, une différence si nette entre les cellules intercalaires et les cellules terminales, qui seules à l'état normal sont destinées à remplir les fonctions de méristème. Toutes les cellules intercalaires peuvent être amenées à remplir la fonction de cellules terminales, et il peut même se produire de l'hétéromorphose, car nous avons vu une cellule intercalaire voisine d'une blessure proliférer en sens opposé à la direction de la croissance normale du thalle. Une cellule adulte peut donc réacquérir la fonction de méristème, qui, dans l'état normal chez les Algues de la deuxième catégorie, était dévolue à la cellule terminale.

Les deux règles proposées par Massart pour la réparation des Algues filamenteuses, ne peuvent donc être admises comme lois générales.

La loi régissant, d'après Massart, la cicatrisation des blessures chez les Algues à thalle massif, pourrait également s'appliquer à la réparation chez les Algues filamenteuses. Massart dit en effet : *Les cellules profondes, mises à nu, se multiplient; les cellules filles prennent tous les caractères de cellules superficielles.*

La première partie de la phrase rappelle bien ce qui se passe dans les divers cas que nous avons examinés et dans ceux rapportés par Sauvageau; on ne peut tenir compte naturellement du deuxième membre de phrase, car il n'est pas question chez les Algues filamenteuses de cellules non superficielles. Si l'on veut donc formuler une loi spéciale pour les Algues filamenteuses, chez lesquelles la réparation et la cicatrisation sont moins accentuées que chez les Algues à thalle massif, il faudra englober les deux catégories d'Algues filamenteuses, pour lesquelles les phénomènes de réparation sont les mêmes. Cette loi pourrait se formuler ainsi que nous l'indiquons plus haut.

Cette loi envisage tous les cas possibles, et l'on pourrait fort bien la remplacer par une loi plus générale, à savoir : *Toutes les cellules des Algues filamenteuses sont capables, après blessure et mort d'une de leurs voisines, de donner naissance à des cellules et de régénérer, par suite, les portions détruites du thalle.*

C'est-à-dire que chez les Thallophytes filamenteux (du moins chez les Algues et probablement aussi chez les Champignons), la fonction de méristème dévolue en général aux cellules terminales, peut être reprise par toutes autres cellules, si ces premières cellules viennent à manquer. Toutes les cellules de ces Thallophytes sont donc équivalentes ou peuvent le devenir.

New York Botanical Garden Library
3 5185 00280 2963